ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ZOOLOGITSCHESKIJ JOURNAL

VORMALS „REVUE ZOOLOGIQUE RUSSE“

ТОМ XV ВЫП. 1
BAND XV HEFT 1

УПРАВЛЕНИЕ ВЫСШЕЙ ШКОЛЫ НАРКОМПРОСА РСФСР

ОГИЗ • БИОМЕДГИЗ • МОСКВА • 1936

СОДЕРЖАНИЕ. 1936. Т. XV. В. 1

INHALT, 1936. Bd. XV. HEFT 1

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ZOOLOGITSCHESKIJ JOURNAL

VORMALS REVUE ZOOLOGIQUE RUSSE

ОСНОВАН АКАД. А. Н. СЕВЕРЦОВЫМ
BEGRÜNDET VON AKAD. A. N. SSEWERZOW

ТОМ XV
ВЫПУСК 1



УПРАВЛЕНИЕ ВЫСШЕЙ ШКОЛЫ НАРКОМПРОСА РСФСР
ГОСУДАРСТВЕННОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО БИОЛОГИЧЕСКОЙ И МЕДИЦИНСКОЙ ЛИТЕРАТУРЫ
(БИОМЕДГИЗ)
МОСКВА — 1936

МИХАИЛ АЛЕКСАНДРОВИЧ МЕНЗБИР

11 октября 1935 г. скончался академик, проф. Московского университета Михаил Александрович Мензбир. Умер большой человек: человек науки, человек труда, общественный работник. Имя М. А. Мензбира как ученого известно во всех уголках СССР. Его работы чтут и за границей. Он создал в СССР большую ветвь биологии — зоогеографию. Он был учитель, неутомимый борец за научное мировоззрение, проводник в широкие массы трудящегося населения идей дарвинизма, идей научного материализма. Михаил Александрович ярко и наглядно понимал силу науки и научного мышления как орудий реального творчества, победы над природой, как орудий социалистического строительства жизни. „Человек,— в свое время сказал Горький,— это звучит гордо". Еще более гордо звучат слова: „Человек, формирующий человека". Михаил Александрович был таковым. Он подготовил и оставил для дальнейшей работы ряд своих выдающихся учеников и еще большее число своих слушателей, студентов. Он учил их систематично, организованно своими знаниями, своим трудом, своим примером. Его лекции, его мысли носили отпечаток его талантливого ума, ясности, отточенности, строгой научности. Из учеников Михаила Александровича в настоящее время два являются выдающимися биологами: академики А. Н. Северцов и Н. К. Кольцов, и кроме того имеется ряд научных работников. Его же учеником был акад. П. П. Сушкин и отчасти проф. В. Н. Львов (Львов начал свою работу еще под руководством проф. Я. А. Борзенкова).

Вел М. А. Мензбир и общественную работу. Он много лет был президентом старейшего в СССР естественно-исторического общества испытателей природы и редактором его трудов. Время президентства М. А. Мензбира было цветущим периодом в жизни общества.

Незадолго до начала империалистической войны М. А. Мензбир состоял в президиуме Московского университета и являлся резким противником различных реакционных распоряжений тогдашнего министра народного просвещения Кассо. За такое отношение к начальственным распоряжениям весь президиум университета был лишен кафедр, и проф. Мануилов, Мензбир и Минаков были причислены к числу чиновников Департамента народного просвещения. От указанного „причисления" названные профессора отказались и подали заявления об отставке. Распоряжение Кассо об удалении из университета трех профессоров, стоявших во главе университета, вызвало бурю негодования со стороны многочисленного преподавательского персонала. Более 125 профессоров и приват-доцентов заявили министру Кассо о нежелании при создавшихся условиях продолжать работу в университете. Данный факт несомненно имел революционное зна-

чение. Он показал антиправительственное настроение тогдашнего преподавательского состава старейшего русского университета. Однако в данном случае выявилось и революционное настроение разных кругов широких народных масс.

После помещения в газетах статей проф. Лебедева (физика), Мензбира, Тимирязева, Давыдова о тяжелом положении научных работников, оставшихся без лабораторий, был собран большой капитал на постройку общественного научного учреждения — Московского научного института, был организован ряд лабораторий, создан институт физики, проектировалось устройство Биологического института. Ряд профессоров, вышедших из Московского университета, немедленно был избран на соответствующие кафедры в общественный университет Шанявского, в Московский коммерческий институт. Во всем указанном движении имена удаленных из университета профессоров Мануилова, Мензбира и Минакова служили своего рода знаменем, под которым собирались все антиправительственно настроенные профессора.

Во всей указанной работе М. А. Мензбира светилась несокрушимая верность науке, сила воли, могучая, твердая, полная самообладания личность, настойчивость, не знавшая преград в достижении намеченных целей.

В повседневной жизни М. А. Мензбир ясно отдавал себе отчет, что выражение „душа нараспашку“ не есть еще большое достоинство человека, но он в то же время был крайне отзывчивым, когда перед ним возникала потребность действительной помощи в сочувствии, в добром слове. Он умел делать доброе дело так, что оно было слышно и видно лишь для того, кого оно касалось. В его словах, в его голосе не всегда слышались тонкие ноты, но у него были всегда те ноты, которыми выражалась правда жизни, преданность науке.

О работах М. А. Мензбира более подробно пускай выскажутся специалисты зоогеографы и орнитологи. Я отмечу здесь только главные черты его работ. М. А. Мензбир начал свои работы в то время, когда в зоологических исследованиях после выхода в свет знаменитой книги Дарвина „О происхождении видов“ господствовало морфологическое, анатомическое и эмбриологическое изучение разных форм животных с точки зрения их эволюции, с точки зрения их генетического родства. Кроме того в рассматриваемое время в зоологических работах широко проводился старый девиз „in specialibus generalia quaerimus“, т. е. в специальных исследованиях лежит разрешение общих вопросов. М. А. Мензбир отдал дань вышеуказанному научному течению. Его диссертация на степень доктора зоологии содержит ряд ценных данных по эволюции птиц. Его работы по систематике птиц, по зоогеографии, по истории фауны Европейской части СССР, по истории фауны Туркестана, по вопросу о происхождении фауны тундры — все эти работы с начала до конца проникнуты идеями дарвинизма, идеями эволюции животного мира. Кроме того он много сделал в деле насаждения идей Дарвина в широких слоях населения путем перевода на русский язык некоторых сочинений Дарвина, помещения в разных периодических журналах (Русская мысль, Мир божий, Юридический вестник и др.) статей по ряду общих биологических проблем, тесно связанных с идеями дарвинизма, и путем участия в сборниках, посвященных памяти Дарвина. В 1910 г. в сборнике „Памяти Дарвина“, изданном «Научным словом», имя М. А. Мензбира стоит рядом с именами И. П. Павлова, И. И. Мечникова, К. А. Тимирязева и др.

Наконец необходимо отметить публичные лекции М. А. Мензбира, посвящаемые главным образом вопросам эволюции животного мира, вопросам зоогеографии. Эти лекции собирали тогда широкие массы московской передовой интеллигенции. Вместе с тем М. А. Мензбир не оставался только дарвинистом — сравнительным анатомом. Он перенес свои работы из стен лаборатории в живую природу, он изучал живых птиц, их биологию, их экологию. Точно так же не вполне остался верен М. А. Мензбир и вышеуказанному девизу: „in specialibus generalia quaerimus". У него конечно имеются работы и специальные, но ряд его работ, как было указано, посвящен широкой трактовке некоторых биологических проблем. М. А. Мензбир ушел из мира живых, но то, что он внес лучшего в нашу научную и общественную жизнь, остается жить и будет жить вечно.

Н. Кулагин

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК НАУЧНЫХ ТРУДОВ АКАД. М. А. МЕНЗБИРА

Составлен Научно-библиографическим отделом библиотеки им. Горького МГУ

1876

1. Вальдшнеп, Природа, 3, отд. II, 1—58.
2. Из писем Норденшильда о русском полярном море и стране по р. Енисею, Природа, 4, 2, отд. 2. 37—66. Статья не подписана.

1877

3. Вальдшнеп и дупель, Охотничьи монографии, М., Природа и Журнал охоты 19 стр., рис.
4. Дупель, Природа, 1, отд. 2, 35—84.
5. Перелетные птицы, Природа, V, 3, 70—86.

1878

6. Белка, Природа и охота, янв. VI, 1—38; февр. VII, 39—57; т. I, 117—151. Есть отд. отт.
7. О путях и способах распространения животных, Природа и охота, IV, X, 120—144 (1878); I, 3, 179—194; II, 4, 1—11 (1879).

1879

8. Орнитологическая фауна Тульской губернии, Bull. Soc. Natur., Moscou, 2, 307—425. Есть отд. отт.

8б. Полуобезьяны, Природа и охота, III, 7, 1—15; 8, 59—67. О путях и способах распространения животных, см. 1878.

1880

9. Бекас, Scolopax gallinago, L.— Природа и охота, I, 1—40.
10. Tetrastes griseiventris. N. Sp. Menzb. (в кн. Ученые записки Московского университета. Отд. ест.-истор. В. I, М., стр. 177—185).

То же, Bull. Soc. Natur., Moscou, I, 105—116. Есть отд. отт.

11. Ueber das Kopfskelet und Mundwerkzeuge der Zweiflugler, Bull. Soc. Natur., Moscou, 35, 8—72.

1881

12. Общий обзор орнитологической фауны Тульской губернии, Известия общества любителей естествознания, т. 37, в. 1, 3—7.
13. Revue comparative de la Faune ornithologique des gouvernements de Moscou et de Toula, Bull. Soc. Natur., Moscou, 56, 5, 209—220; 1881 58, 109—144 (1883).

1882

14. Кряковая утка (Anas Boschas L), Природа и охота, 4, 1—27.
15. Общества животных, Юридический вестник, 9, I, 27—68.
16. Орнитологическая география Европейской России (в кн.: Ученые записки Московского университета, отд. естеств.-истор., В. 2—3, М., стр. 1—524). Есть отд. отт.

То же, ч. 2, перв. полов. (в кн.: Ученые записки Московского университета, отд. естеств.-истор., 7, М., 1892, стр. 53—244).

17. Охотничьи и промысловые птицы Европейской России, вып. 1. Красная дичь, изд. 2-е, дополн. и испр., М., 201 стр.
18. Современное состояние теории полового подбора и дарвинизма, Природа, 6, 1—24.
19. Чарльз Дарвин и современное состояние эволюционного учения, Русская мысль, VII (отд. 2), стр. 53—79.

1883

Revue comparative, см. 1881.

1884

20. Из истории животного и растительного царства, Русская мысль, 11, 88—131.

21. Отчет магистра зоологии Михаила Мензбира, командированного высочайшим приказом по Министерству народного просвещения с ученой целью за границу, о занятиях в течение зимнего семестра 1882/83 г. (в кн.: Ученые записки Московского университета, отд. естеств.-истор. В. 4, М., стр. 243—285).

22. Успехи биологии, Русская мысль, 5, 185—170.

23. Mémoires sur les Paridae J. Le groupe des mesanges bleues (Cyanistes Kaup.), Bull. de la Soc. zoologique de France, т. 9, 3—4, 250—302. Есть отд. отт. Paris, 64 p.

1885

24. Сравнительная остеология пингвинов в приложении к основным подразделениям класса птиц (в кн.: Ученые записки Московского университета, отд. естеств.-истор. В. 5, М., стр. 1—96). Есть отд. отт.

25. Успехи биологии и близких к ней наук, Русская мысль, 4, 37—70.

26. On the birds of the Upper Tarim, Kashgaria, Ibis, 3, 362—558.

27. On the geographical distribution of birds in European Russia north of the Caucasus. Part I. — Ibis, II, 278—315, 1884. Part II, Ibis, 3, 255—265. Есть отд. отт.

1886

28. Н. А. Северцов. Зап. Русск. Геогр. о-ва по общ. географии, XIII, 1—XIX.

28а. Дарвинизм в биологии и близких к ней науках, М., 176 стр.

29. Preface (в ст.: Zarudnoi. Oiseaux de la contrée Trance-Caspienne. Avec préface de M. Menzbier.— Bull. Soc. Naturl., Moscou, 62, 2, 262—263). Есть отд. отт.

30. Notiz ueber einen neuen Grüenspecht-gecinus flavirostris. N. sp., Bull. Soc. Natur. Moscou, 62, 2, 439—440.

31. Die Zugstrasse der Voegel im Europaeischen Russland, Bull. Soc. Natur., Moscou, 62, 2, 291—369.

1887

32. Введение в изучение зоологии, М., А. Васильев, 255 стр.

То же, 2-е перер. изд. под загл. Введение в изучение зоологии и сравнительной анатомии, М., VIII, 347, илл.

То же, изд. 3-е, 1906, VII, 394, илл.

То же, изд. 4, М., абашниковы, 1924, 472 стр.

33. Сергей Александрович Усов (в кн : речь и отчет Московского университета), 15 стр. Отд. отт.

34. On a new Caucasian goat (Capra Severtzowi sp. n.), Zool. Soc. Proc., 618 620.

35. On some new or rare Palaearctic birds, Ibis, 5, 299—302.

36. Vergleichende Osteologie der Pinguine in Anwendung zur Haupteintellung der Voegel, Bull. Soc. Natur. Moscou, 3, 483—587.

37. Vorwort (в кн.: Lorentz Th. Beitrag zur Kenntnis der ornitholog. Fauna aus der Nordseite des Kaukasus. M., S. X—XII).

1888

38. Дополнение к монографии зубра (в кн.: Усов С. А., Сочинения, т. I, М., стр. 412—413).

39. Поэзия и правда естествознания, Русская мысль, 11, 109—133.

40. Сергей Александрович Усов (в кн.: Усов С. А., Сочинения, т. I, М., стр. 1- 13).

41. Успехи биологии, Русская мысль, 5, 184—210.

42. Ornithologie du Turkestan et des pays adjacents, vol. I, Moscou, Publ. de l'auteur. II, III, VIII, 381 p. Перед. загл.: N. A. Severtzow (Настоящ. труд представляет собою обработку коллекц., собран. Н. Северцовым).

То же, Atlas, Moscou.

1891

43. Исторический очерк воззрений на природу, Вопросы философии и психологии, 11, 10, 151—174; 11, 75-97.

1892

44. Современные задачи биологии. Русская мысль, 9, 2-й отд., 27—291; 10, 2-й отд., 182—201; 12, 2-й отд., 182—201.

44а. Русские естественно-исторические общества и университеты, Русская мысль, 8, 155—181. Орнитологическая география см. 1882.

1893

45. Коренной вопрос антропологии, Русская мысль, 2-й отд., 7, 112—142.

46. Опыт теории наследственности, Русская мысль, 10, 208—231.

47. Птицы России. В. I—VII, М., 1893—1895.

То же, т. 1—2, изд. 2-е, М., 1895. Т. I, CXXII, 836, 7 стр., т. II, XV, 1120.
То же, изд. 3-е, расшир. и перераб., М., Сабашниковы, 1918, В. I, XVI, 224 стр
48. On the occurence of white's thrush in European Russia, Ibis. 5, 371—372.

1894

49. Современное направление в биологии, Речь, читанная в общ. собрании IX съезда русских естествоиспытателей и врачей, 11 января 1894 г. (в кн.: IX Съезд русских естествоиспытателей и врачей. Дневник. Приложение). Есть отд. отт.
50. On some new or little known shrikes from Central Asia, Ibis, 6, 378—384.

1895

51. Гексли, Русская мысль, 11, 57—75. Есть отд. отт., М., 1896, 26 стр.
52. О пользе и вреде птиц (в кн.: Мензбир М. А., Птицы России, изд. 2-е, М., т. I, стр. CIX—CXXII).
Птицы России см. 1893.
То же, Пг., Сабашниковы, 1920, 54 и т. д.

1896

53. Исторический очерк воззрений на природу, М., Гроссман и Кнебель, 70 стр. (Вопросы науки, искусства, литературы и жизни, № 2).
54. On the authority for the name tetrao urogallus uralensis, Ibis, 2, 154.

1897

55. Зоология, сравнительная анатомия позвоночных. Лекции М. А. Мензбира, читанные в Московском университете в 1896/97 акад. году, М., 338 стр. Литограф.
56. Краткий курс зоологии беспозвоночных. По лекциям Мензбира, читанным студентам Медицинского факультета в 1896/97 акад. году, М., 239 стр. Литограф.
57. Из жизни зверей и птиц, Попул. очерки, М., 163 стр.
58. Цейлонские ведды и ископаемые человекоподобные существа с острова Явы (Зооантропологический очерк), Русская мысль, 8, 129—163.
* 59. (On a new species of tawny owl, syrnium willkonskii, From Transcaucasis, 1896), Bull. Brit. Ornit. Club, 6, VI, XXIV.
Введение в изучение зоологии см. 1887.

1898

60. Альфред Руссель Уоллэс и его научное значение (в кн.: Уоллэс А. Р., Дарвинизм, пер. М. А. Мензбира с прилож. его статьи: «А. Р. Уоллэс и его научное значение»), М., стр. XII—XIV; XXI—XXXVIII.
То же, изд. 2-е, доп., 1911, стр. IX—X, XV—XXVI.
61. Ответ на заметку г. Бутурлина на книгу «Птицы России» проф. М. А. Мензбира, Природа и охота, 8, (2 отд.), 1—10.
62. Der gruene laubsaenger (Phylloscopus viridanus) im Europäischen Russland. Ornith. Jahrbuch, 9, 1—7.

1900

63. Главнейшие представители дарвинизма в западной Европе (I). А. Уоллэс, Русская мысль, 1, и отд. 2, 60—76.
64. Главнейшие представители дарвинизма в западной Европе (II). Г. Д. Романес, Русская мысль, № 2 (отд. 2), 45—58.
65. Главнейшие представители дарвинизма в западной Европе (III), Эрнст Геккель, Русская мысль, 6, 2 отд., 1—17.
66. Главнейшие представители дарвинизма в западной Европе (IV). Август Вейсман, Русская мысль, 12, отд. 2, 39—57.
67. История животного населения Европы в его историческом развитии, Мир божий, 1, 52—64; 2, 144—158; 3, 123—141.
68. Охотничьи и промысловые птицы Европейской России и Кавказа, т. 1—2, т. I, 1900, 478 стр, т. II, 1902, 496 стр.
То же, Атлас, 140 стр., 1902 (первый выпуск настоящего труда вышел в 1888 г.).
69. Птицы тихоокеанского побережья Сибири (в кн.: Слюнин Н. В., Охотско-Камчатский край, т. I, Спб, стр. 341—353). Есть отд. отт.

1901

70. Начальный курс зоологии, ч. 1—2, М., 1901—1902; ч. 1. Позвоночные, М., 1900, XXV, 308 стр. Е. II. Беспозвоночные, М., 1902, 182 стр.
То же, изд. 2-е, М., 1904; ч. 1, 301 стр., ч. 2, 174 стр.
То же, изд. 3-е, ч. 1, М., 1909, 248 стр., ч. 2, М., 1911, 195 стр.
71. Очерк успехов биологии в XIX столетии, Русская мысль, 1, 75—92.
*72. (Hierofalco lorenzi n. sp.). Bull. Brit. Ornith. Club., 11, 3—4.
*73. (Thalassaetus macrurus, a new species of sea eagle) (1900). Bull. Brit. Ornith. Club., 11, 4—5 (1901).

1902

74. В Московское общество испытателей природы. Bull. Soc. Nat, Moscou, 1901, т. 15, 3—4; 23—25.

74а. Мнимый кризис дарвинизма, Русская мысль, 11, 89—201.

75. Еще один ответ г. Бутурлину, Природа и охота, 1, 2 отд., 66—72.

Начальный курс зоологии см. 1901.

Охотничьи и промысловые птицы.

То же, Атлас см. 1900.

1903

76. Discription on new tits from the Crimea, Bull. Brit. Ornith. Cl., 13, 49—51.

77. On the adult dress of the Labrador falcon, Ibis, 242—245. Перед загл.: Menzbir M. and Sushkin P.

1904

78. Птицы, Спб. Брокгауз-Ефрон, 1904—1909, XIII, 1231 стр. с илл. (Б-ка естествознания под ред. П. Т. Броунова и В. А. Фаусека).

Начальный курс зоологии см. 1901.

1906

Введение в изучение зоологии см. 1887.

1909

Начальный курс зоологии см. 1901.

Птицы см. 1904.

1910

79. Естественный и искусственный подбор по отношению к человеку (в кн.: Памяти Дарвина, М., Научное слово, стр. 159—209).

80. Обзор ремезов (виды р. Remiza) туркестанско-сибирской фауны, Материалы к познанию фауны и флоры Российской империи. Отд. зоологич., вып. X, сент., 261—300. Есть отд. отт.

81. Таблицы для определения птиц Европейской России и Кавказа, М., 158 стр. (перепечатано с измен. из «Птиц России»).

81а. Миграции животных в историческое время. Русск. мысль, 4, 2-й отд, 111—126.

81б. О русских работах по зоогеографии. Русск. мысль, 3, 3-й отд., 44—46; 5, 3-й отд., 35—58.

1911

82. Beitrage zur Ornithologie Russlands. 1. Zur Frage von der systematischen Bedeutung von Aquila fulvescens Gray, Bull. Soc. Natur., Moscow (N. S.), 25, 237—302 (1911—1913). Есть отд. отт., 16 стр.

Альфред Руссель Уоллэс см. 1898.

Начальный курс зоологии см. 1901.

1912

83. Зоогеографический атлас. 30 таблиц рисунков, иллюстрирующих животное население суши земного шара по зоологическим областям, с объяснительным текстом и картой зоологических областей, М., Сабашниковы.

То же, изд. 1917/18.

1913

84. Fringilla coelebs solomkoi N. subsp., Ornith. Monatsber., 21, 192—193. Перед загл.: Menzbier M. u. Sushkin P.

1914

85. Зоологические участки Туркестанского края и вероятное происхождение фауны последнего (в кн.: Временник общ. содействия опытных наук им. Х. Леденцова, Прил. № 4, М., 144 стр, 1 карт.).

1915

86. Иллийская саксаульная сойка, Podoces panderi Fish. subsp. ilensis, М., 11 стр. Перед загл.: Мензбир М. А. и Шнитников В.

87. Н. А. Умов как руководитель ученого общества. Bull. Soc. Natur., Moscou, 29. Приложение 24—28 (1915—1916).

1916

88. Птицы (Aves), т. VI. Falconiformes, В. 1. (Фауна России и сопредельных стран, преимущественно по коллекциям Зоологического музея Академии наук), Пг. II, 341 стр., 5 табл., рис.

1918

Птицы России см. 1893.

1919

89. Объяснительный текст к зоогеографическому атласу, М., Сабашниковы, 32 стр.

1920

Исторический очерк воззрения на природу см. 1896.

1921

90. Der saxaulhaber des Iligebiets. Ueberg. v. H. Grote, Journ. Ornith., 69, 527—535. Перед загл.: Menzbier M. und Schnitnikow A.

1922

9 . П. А. Кропоткин как биолог (в кн.: Петр Кропоткин, Сборн. статей, Пт. и М., стр. 99—107).

92. Тайна Великого океана, М., Сабашниковы, 80 стр.

93. Формы общественного строя у животных, Пг, Время, 92 стр.

94. Есть ли чем заменить дарвинизм. Лекция, читанная 26 марта 1922 г. Рукопись. Подготовляется к печати.

1923

95. Великий ледниковый период Европы (Век мамонта и пещерного человека). Пг., Сабашниковы 20 стр. (на обложке: М. Мензбир, Великое оледенение Европы).

96. Ueber die Entstehung der Fauna der Tundren, Bull. Soc. Natur., Moscou, N. S. 32, 1—2, 79—98 (1923—1924).

1924

97. Место, занимаемое человеком в системе животных (в кн.: Зернов Д. Руководство описательной анатомии человека, изд. 12-е, посм., М., стр. 1—23).

Введение в изучение зоологии см. 1887.

1926

98. Первые 65 лет в истории теории подбора (в кн.: Дарвин Ч., Полное собрание сочинений, т. I, кн. 2, М.—Л., стр. 3—53).

1927

99. За Дарвина, М.—Л., Гос. изд., 234 стр.

100. Последние данные по вопросу об отношении человека к приматам (в кн.: Дарвин Ч., Полное собрание сочинений, т. II, кн. 1, М.—Л., стр. 3—56).

1928

101. Менделизм и его отношение к дарвинизму (в кн.: Дарвин Ч., Полное собрание сочинений, т. 3, кн. I, М.—Л., стр. 3—19).

102. Сушкин Петр Петрович, 27.I.1868—17.IX.1928, Природа, 11, 939—952.

1929

103. Памяти П. П. Сушкина (в кн.: Ежегодник Зоологического музея, 29, Л., стр. I—XXI).

104. Теория наследственности (в кн.: Дарвин Ч., Полное собрание сочинений, т. 4, кн. 2, стр. 423—469).

1930

105. О сочетании факторов, обусловивших развитие наземных животных, Природа, 7—8, 717—724.

106. On the combination of Factors, tho which due the origin and development of terrestrial Vertebrates, Докл. Академии наук СССР, А. 22, 589—591,

1932

107. [Чарльз Дарвин]. Речь, произнесенная на торжественном заседании, посвященном юбилею Дарвина 21 апреля 1932 г. в Академии наук. Рукопись. Подготовляется к печати.

108. Значение Гете в истории морфологии животных (в кн.: Гете, 1832—1932. Доклады, прочитанные на торжественном заседании в память Гете 26 и 30 марта 1932 г., Л., стр. 43—48).

109. Параллельные формы в животном царстве, За советскую науку. Однодневная газета Ленинградского дома ученых им. Горького. 1917—7 ноября 1932 г., Л., стр. 14.

1934

110. Миграция птиц с зоогеографической точки зрения. Научно-популярный очерк, М.—Л., Гос. изд. биол. и мед. литер., 109 стр., илл. Библиография.

111. Очерк истории фауны Европейской части СССР (от начала третичной эры). М.—Л., Гос. изд. биол. и мед. литер., 223 стр.

СТАТЬИ ИЗ «РУССКИХ ВЕДОМОСТЕЙ»

1. В. А. Глаголев, Некролог, № 218 (1888). Есть отд. отт.
2. Памяти И. Н. Горожанкина, № 312 (1904). Есть отд. отт.
3. К вопросу о переполнении университета, № 145 (1908).
4. Вулканы, № 90 (1884).
5. К вопросу об университетской типографии, № 224 (1911).
6. Научные лаборатории и «Московский научный институт», № 69 (1911).
7. Биологические науки, № 1 (в новогоднем обзоре 1913).
8. Новый путь, № 47 (1911).
9. Ко дню 70-летия проф. К. А. Тимирязева, № 117 (1913).

СТАТЬИ ИЗ ЭНЦИКЛОПЕДИЧЕСКОГО СЛОВАРЯ ГРАНАТА, 7-е ИЗД., М.

Учтены только крупные статьи

1. Бючли, т. VII, стр. 437—440.
2. Вейсман, т. 8, стр. 121—123.
3. Гегенбаур Карл, т. 13, стр., 37—40.
4. Геккель, т. 17, стр. 448—455.
5. Географическое распространение животных, т. 13, стр. 212—235.
6. Гермафродитизм, т. 14, стр. 372—378.
7. Глисты, т. 15, стр. 152—168.
8. Гокоиды, т. 12, стр. 519—524.
9. Грызуны, т. 17, стр. 272—285.
10. Дегенерация, т. 18, стр. 121—136.
11. Жгутиковые т. 20, стр. 122—124.
12. Животные, т. 20, стр. 210—275.
13. Земноводные, т. 21, стр 188—197.
14. Зоологические музеи, сады и станции, т. 21, стр. 325—330.
15. Зоология, т. 21, стр 330—336.
16. Инстинкт, т. 22, стр. 47—52.
17. Киты и китовый промысел, т. 24, стр. 234—239.
18. Кольчатые, т. 24, стр. 560—565.
19. Костистые рыбы, т. 25, стр. 281—284.
20. Котики и котиковый промысел, т. 25, стр. 302—304.
21. Кювье, т. 26, стр. 304—316.
22. Ластоногие, т. 26, стр. 477—479.
23. Лемуры, т. 27, стр. 1—21.
24. Лошадь, т. 27, стр. 409—411.
25. Миграция, т. 28, стр. 583—592.
26. Мимикрия, т. 28, стр. 667—671.
27. Млекопитающие, т. 29, стр. 169—183.
28. Обезьяны, т. 30, стр. 372—375.
29. Позвоночные, т. 32, стр. 445—455.
30. Помеси, т. 33, стр. 26—29.
31. Пресмыкающиеся, т. 33, стр. 352—357.
32. Птицы, т. 33, стр. 669—685.
33. Симбиоз, т. 38, стр. 596—598.
34. Скрещивание, т. 39, стр 436—438.
35. Слоны, т. 39, стр. 541—546.
36. Собаки, т. 39, стр. 6 5—672.
37. Совы, т. 40, 1—2, стр. 8—10.
38. Социальная жизнь животных, т. 41, ч. I, стр. 39—65.
39. Спячка, т. 41, ч. 4, стр. 219—225.
40. Сравнительная анатомия, т. 41, ч. 4, стр. 225—240,
41. Сумчатые, т. 41, 5, стр. 472—475.
42. Черви, т. 45, 3, стр. 699—707.
43. Череп, т. 45, 3, стр. 711—719.
44. Человек, т. 45, 3, стр. 654—677.
45. Членистоногие, т. 48, 3—5, стр. 653—651.
46. Эволюция, т. 50, стр. 628—658.

47. Экспериментальная биология, т. 51, стр. 493—502.

48. Птицы (в кн.: Энциклопедический словарь Брокгауза-Ефрона, т. XXV, 501, Спб., 1898, стр. 725—788).

ПЕРЕВОДЫ

1. Видерсгейм Р., Строение человека с сравнительно-аналитической точки зрения. Перев. М. А. Мензбира, М., Сабашниковы, 190 , XX, 265 стр.

2. Гексли Т. Г., Руководство к анатомии позвоночных животных. Перев. М. А. Мензбира, М., И. Смирнов, 1880, 18, 458 стр.

2а. Дарвин Ч., Образование растительного слоя деятельностью дождевых червей. Перев. М. А. Мензбира. М., 1882.

3. Дарвин Ч., Происхождение видов путем естественного подбора или сохранение избранных пород в борьбе за жизнь. Перев. М. А. Мензбира и др. (В кн.: Дарвин Ч., Полное собрание сочинений, т. I, кн. 2, М.—Л., 1926, 466 стр.).

4. Дарвин Ч., Дополнительная заметка о половом подборе у обезьян (в кн.: Дарвин Ч., Полное собрание сочинений, т II, кн. 1, М.—Л., Гиз, 1927, стр. 615—618).

4а Дарвин Ч., Происхождение видов путем естественного отбора (в кн.: Дарвин Ч. Сочинения, т. I, ч. 2, М., 1906, стр. 1—327).

То же. В кн.: Дарвин Ч., Иллюстр. собр. соч., т. I, М., 1907, стр. 157—430.

То же. Полн. собр. сочин., т. I, ч. 2, М.- Л., 1925—1929.

5. Кингсли Д. С., Сравнительная анатомия позвоночных животных. Перев. с англ. М. А. Мензбира и М. М. Новикова, М., 1914, XIII, 408 стр., рис.

6. Паркер Дж. и Гасвелль В., Руководство к зоологии. Перев. с англ. М. А. Мензбира и В. А. Дейнеги, т. I, 1914, 11, 758 стр.

7. Паркер Т. и Гасвелль В. А., Руководство к зоологии. Перев. с англ. М. А. Мензбира, т. II, 2, М, 1908, IV, 692 стр.

8. Перрье Э., Земля доисторического времени. Перев. и дополн. М. А. Мензбира М.—Л., Гос. изд., 1927, 4, 320 стр.

9. Уоллэс Альфред Руссель, Дарвинизм. Изложение теории естественного подбора. Перев. М. А. Мензбира с приложением его статьи: А. Уоллэс и его научное значение, М., 1898, XLIV, 753 стр.

То же, М., Саб шниковы, 19 1, XXVI, 577 стр.

10. Ферворн М., Общая физиология. Основы учения о жизни. Перев. М. А. Мензбира и Н. А. Иванцова, М., 1887.

11. Шиплей А. Э. и Мак Бройд Э. В., Курс зоологии для высших учебных заведений. Перев. с англ. В. И. Львова и М. А. Мензбира, М., Сабашниковы, 1911, IV, 647 (серия учебников по биологии).

РЕДАКТИРОВАНИЕ

1. Аксаков С. Т., Записки ружейного охотника Оренбургской губернии. Под ред. М. А. Мензбира, М., 1909, 431 стр.

2. Библиотека естествознания Брокгауза-Ефрона. Отдел биологических наук.

3. Бэр Поль. Лекции по зоологии. Перев. с фран. д-ра Л. Н. Симонова. Анатомия и физиология. 2-е русск. изд. под ред. и с дополн. проф. М. А. Мензбира, Спб., Билибин, 1891, XV, 475 стр.

4. Дарвин Ч., Полное собрание сочинений. Под редакцией М. А. Мензбира, т. I—IV, М.—Л., Гиз, 1926—1929.

5. Корниш Ч. (сост.), Жизнь животных в фотографиях с натуры, т. 1—2, М., Гроссман и Кнебель (1909), т. 1, с 13 табл. и 545 рис., т. II, с 2 табл. и 599 рис.

6. Материалы к познанию фауны и флоры Российской империи. Отд. зоологический, в. 1—15, 1892—1918; отд. ботанический, в. 1—17, 1891—1912.

7. Материалы к познанию геологического строения Российской империи, в. 1, 1899; в. 2, 1903; в. 3, 1911; в. 4, 1913.

8. Труды сравнительноанатомического института Московского университета, 1908—1911.

9. Усов С. А., Сочинения. Под ред. М. А. Мензбира, т. I. Статьи зоологические, М., 1888, VI, 413 стр.

10. Ученые записки Московского университета, 7—12, 1888—1895 (сведения взяты из отчетов МГУ за соответствующие годы).

11. Шпальтегольц В., Атлас по анатомии человека. Перев. Н. А. Батуева т. 1—3, изд. 1—5, 1907—1918.

12. Bulletin de la Société Naturalistes de Moscou, 1888—1935.

13. Nouveaux Mémoires, т. 15—18, 1888—1926.

БИОЛОГИЧЕСКАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ МОРСКИХ ВОДОЕМОВ[1]

ОСНОВНЫЕ ПОНЯТИЯ, ОБУСЛОВЛИВАЮЩИЕ ФАКТОРЫ РАСЧЛЕНЕНИЯ

В. А. Броцкая и проф. Л. А. Зенкевич

Из Научно исследовательского института зоологии МГУ

Для того чтобы яснее были те рамки, в которых мы представляем себе всю проблему биологической продуктивности водоемов, необходимо прежде всего остановиться на содержании науки гидробиологии и отношении ее к смежным наукам.

Далеко не решенным в нашей советской литературе является вопрос классификации тех больших дисциплин, в которые входит изучение гидросферы. Появившиеся в советской литературе в самые последние годы статьи Г. Верещагина, Ф. Маркова, В. Глушкова, В. Лебедева и Л. Россолимо вскрывают не только большие разногласия в расчленении таких наук, как гидрология, океанология, лимнология, потамология, гидробиология, но и в их отношении к смежным наукам, в первую очередь геофизике и биологии. Не имея в виду рассматривать в данной статье указанную дискуссию в целом, мы позволяем себе только коснуться вопроса о содержании гидробиологии и ее отношении к биологии, с одной стороны, и к географическим дисциплинам—с другой. В значительной степени этому же вопросу был посвящен недавний доклад С. Муравейского в гидробиологической секции Московского общества испытателей природы—„Пути и проблемы биогидрологии“ (1934).

Совершенно прав С. Муравейский, что гидробиология в первой своей фазе была наукой чисто фаунистической и в дальнейшем превратилась в науку экологическую.

Встает однако вопрос, имеет ли право гидробиология во всей своей целостности на самостоятельное существование в рамках экологии (как предполагают С. Зернов и С. Муравейский, несколько в иной форме Д. Кашкаров и многие другие) (наряду с аэробиологией) или же она перешла уже на некоторую третью ступень.

Д. Кашкаров считает возможным всю гидробиологию в полном объеме, как комплексную синтетическую науку, рассматривать как часть экологии, что согласуется у него с положением, что эколог

[1] Авторы выражают глубокую признательность проф. М. Л. Левину, взявшему на себя труд просмотреть рукопись настоящей работы. Согласно его замечаниям внесен в статью ряд существенных дополнений.

Прим. ред. Печатая интересную статью В. А. Броцкой и Л. А. Зенкевича, редакция просит всех лиц, заинтересованных в разбираемой авторами теме, как теоретиков гидробиологии, так и практиков-гидробиологов, высказать свои соображения по поводу выдвигаемых авторами положений.

должен изучать и среду физическую—климат, почвы и т. д. „Изучение физических и химических свойств водоема, изучение взаимоотношений различных населяющих водоем организмов с этими физическими условиями среды и друг с другом—работа чисто экологическая".

С. Муравейский считает возможным делить современную гидробиологию на две самостоятельные науки: гидробиологию—науку о закономерностях между водной средой и населяющими ее организмами, причем на первом плане должен быть всегда организм, и биогидрологию—науку, изучающую водоемы как целое с биологических позиций, с последующим делением этой последней на биоокеанологию, биолимнологию, биопотамологию. Хотя С. Муравейский и не указывает этого прямо, из его рассуждений видно, что он биогидрологию считает частью гидрологии и соответственно биоокеанологиия, биолимнология и биопотамология будут разделами океанологии, лимнологии и потамологии. Таким образом биогидрология, в противоположность гидробиологии, идущей по разделу биологических дисциплин, является частью в системе геофизических дисциплин. Мы совершенно согласны с С. Муравейским, что каждая из трех основных наук о водоемах—океанология, лимнология и потамология—должны иметь в своем составе ветвь, изучающую водный объект с биологических позиций, однако мы склонны шире трактовать рамки этих наук, чем С. Муравейский: изучать водоем с биологических позиций без полного перенесения сюда всей проблемы биологической продуктивности нельзя, а раз проблема биологической продуктивности переходит в биогидрологию (пользуемся терминологией Муравейского), то неизбежно с ней вместе должно перейти и изучение тех индивидуальных и групповых особенностей организмов, которые, в зависимости от других организмов и от факторов внешней среды, создают те или иные формы и процессы биологического продуцирования. Наша мысль сводится к тому, что *все основное и специфическое содержание* современной гидробиологии неизбежно передвигается в комплекс геофизических дисциплин, то же, что остается, вряд ли следует сохранять в виде самостоятельной науки в рамках экологии. Нам кажется, что делить экологию на гидробиологию и аэробиологию достаточных оснований нет, так как при таком положении на те же две науки пришлось бы разделить и некоторые другие дисциплины—например физиологию, хорологию, палеонтологию. Если же это так, то нет достаточной необходимости изменять название гидробиологии на биогидрологию.

Итак, мы полагаем, что наиболее успешное дальнейшее развитие гидробиологии может быть наилучше обеспечено в рамках комплексного изучения водоема как целого, т. е. в системе соответственных геофизических дисциплин, а не биологии, и в таком случае содержанием гидробиологии будет *изучение совокупности массовых жизненных явлений, протекающих в водоемах в рамках комплексного их изучения как целого*. Мы полагаем, что основное содержание современной гидробиологии в наших советских установках определяется следующими задачами.

1. Характеристика всей совокупности явлений прихода, превращений, накопления и расхода органического вещества в водоемах с точки зрения выявления и количественного учета ведущих массовых процессов, скорости и напряжения динамики их и степени накопления органического вещества в его разных фазах.

2. Установление количественной роли в этих процессах превращений органического вещества отдельных форм, групп и биологических комплексов организмов в их биоценотических связях.

3. Установление зависимости характера указанных процессов от конфигурации всего комплекса внешних факторов, определяемого нами как некоторое целое – водоем, а также воздействия на весь водоем в целом и на отдельные, населяющие его группы и формы хозяйственно-экономической деятельности человека.

4. Выявление основных типов направления и характера указанных процессов в том многообразии, которое дают нам различные водоемы, как в целом, так и в отдельных своих частях.

5. Выявление путей реконструкции рассматриваемых процессов для получения наибольшего хозяйственного эфекта и наиболее полного использования водоема в целях социалистического планового хозяйства.

Поскольку мы считаем, что исходным и практически наиболее существенным для нас моментом жизненных процессов, развертывающихся в морских водоемах, является качественная и количественная характеристика массы организмов по линии их накопления и сезонных и многолетних изменений, мы полагаем, что наилучшее выражение всей проблемы мы находим в понятии биологической продуктивности водоемов.

До последнего времени ни в иностранной, ни в советской литературе не имелось возражений против рассматривания под таким углом зрения явлений развития и превращений в водоемах органической жизни. Однако в самое последнее время Л. Россолимо делает попытку иного толкования данного вопроса. „Биологическая продуктивность,—пишет Россолимо,—до сих пор трактуется обычно очень примитивно и как правило гидробиологами и рыбохозяйственниками понимается как количественная оценка некоторых групп водного населения, найденных в водоеме в известный момент". И дальше: „Понятие биологической продуктивности, как известно, терпит ряд непреодолимых затруднений в своем теоретическом обосновании и в решении вопроса о том, какие вещества и процессы должны учитываться и в каких формах и единицах должна выражаться продуктивность". Происходит это, как думает Россолимо, потому, „что понимание биологической продуктивности необычайно узко и искусственно и представляет собой чистейший эмпиризм". Спасение Россолимо видит в том, чтобы не сводить „изучение энергии, заключенной в органическом веществе, к нахождению алгебраической суммы количества солнечной энергии, связываемой в процессе фотосинтеза и отлагаемой озером в виде органогенных отложений; для полного понимания явления необходимо изучение всех элементов его, всех фаз и состояний, проходимых органическим веществом и заключенной в нем энергией, всех физико-химических и биологических процессов, связанных с этими превращениями и перемещениями „без отрыва" от качественной специфичности процессов накопления и превращения энергии". Из слов Л. Россолимо можно было бы сделать вывод, что в таких рамках проблема никем до настоящего времени не ставилась и что в таком оформлении она „целиком включает и перекрывает понятие биологической продуктивности водоемов, получившей за последнее время большой хозяйственный смысл". Россолимо считает нужным перейти от „узкого и примитивного понимания биологической продуктивности к постановке широкой проблемы баланса органического вещества, включающего в себя все то, что необходимо для научного обоснования явлений биологической продуктивности водоема". Л. Россолимо считает, что наиболее характерным моментом режима водоемов является баланс их вод.

Произойдет ли однако существенное изменение в нашей работе, если мы вместо „биологическая продуктивность“ будем говорить „баланс органического вещества“? Конечно от этого изменится очень мало—и нам кажется, что изменится в худшую сторону, потому что термин „биологическая продуктивность“ более выразителен и удобен, чем „баланс органического вещества“. Вряд ли нужно доказывать, что современные гидробиологи разумеют под биологической продуктивностью именно то самое содержание, которое вкладывает в „баланс“ Россолимо.

Предлагаемое Л. Россолимо изменение терминологии, возможно, было бы приемлемо, если бы оно вскрывало новые пути подхода к проблеме, новую методику, или выдвигало на первый план важные забытые детали. Ничего этого к сожалению нет. Л. Россолимо не дает нужного уточнения понятия „баланс“, из которого вытекала бы его бо́льшая значимость для целей хозяйственного использования и улучшения водоемов.

Насколько ценнее были бы все соображения Россолимо, если бы он взял за труд разъяснить читателю, что должен делать на водоеме биолог, изучающий „баланс органического вещества“, в отличие от просто гидробиолога или биолога, изучающего „биологическую продуктивность“ водоема. Ведь ни у кого не возникает сомнений в том, что в настоящее время изучение биологической продуктивности водоема идет в аспекте всей динамики органического вещества в водоеме, так что по существу весь вопрос, поднятый Л. Россолимо, сводится только к замене одного термина другим. В основном нас будет интересовать конечно в первую очередь не само органическое вещество как таковое, а те живые организмы, которые его производят и используют для своего развития. Именно эта совокупность живых организмов и составляет основную определяющую силу в динамике органического вещества. Употребляя термин „биологическая продуктивность“, мы как раз центрируем внимание на рядах живых существ. Наконец термины „биологическая продуктивность“ и „продукция“ широко приняты и прочно закрепились среди биологов и у нас и за границей.

При рассмотрении вопросов биологической продуктивности водоемов, применительно к живым организмам, приходится иметь дело с тремя основными понятиями—п р о д у к т и в н о с т ь, б и о м а с с а и п р о д у к ц и я.

Первое и последнее сформулированы применительно к гидробиологии А. Тинеманом, второе введено в науку Демоллем.

Под продуктивностью (плодородием) мы разумеем все явление в целом, во всем его разнообразии, в рамках, изложенных выше, как свойство водоемов обусловливать тот или иной характер и темп воспроизведения органического вещества в живых организмах, поэтому понятие „продуктивность“ мы употребляем безотносительно к моменту времени. Когда же мы разрешаем проблему применительно к пространству и определенному отрезку времени, то мы оперируем в пределах данной проблемы с понятиями б и о м а с с а и п р о д у к ц и я. Под биомассой мы разумеем количество веществ в живых организмах на единицу поверхности или объема, выраженного в весовых единицах. Биомасса может быть разовая, средняя, максимальная, минимальная. Биомасса претерпевает более или менее значительные изменения во времени. Продукция (урожай) есть выражение того прироста, который дает биомасса за определенный промежуток времени и который складывается из: 1) естественного увеличения биомассы за счет роста, 2) отрождения новых индивидуумов и

3) убыли биомассы, обусловливаемой естественным отмиранием особей, отходом в результате биологических превращений, миграций, вылова человеком и гибели от врагов и от наступления неблагоприятных для жизни условий.

Какое же содержание надо вкладывать в понятие биологической продукции применительно к популяции отдельной формы?

Количественные характеристики самой популяции, темп в размножении, скорость развития, характер роста и претерпеваемая популяцией убыль в посезонной смене должны дать нам все основные моменты для оценки продукции отдельной формы в водоеме. Приходится говорить только об оценке продукции, так как установление истинного числового выражения для продукции отдельной формы представляется делом во многих случаях затруднительным. Однако очень часто, и в первую очередь для растительных форм, нужные показатели получаются без особого труда и имеют степень большой точности, как это можно видеть на примере прекрасных исследований Н. Водяницкой-Морозовой, М. Киреевой и Т. Щаповой.

Все эти характеристики дают представление о степени напряжения процесса роста популяции и количественных показателях ее биомассы. Таким образом слово урожай—продукция мы понимаем в прямом и широком смысле слова—как напряженность процесса отрождения и роста организмов, выраженную в некоторых количественных показателях за определенный отрезок времени. Если даже для отдельных форм иногда может оказаться затруднительным дать количественное выражение продукции, то для экологических групп и форм (зоопланктон, фитопланктон, зообентос и т. д.) это представляется делом более сложным, однако не неразрешимым. При характеристике их биологической продукции мы встречаем затруднение со стороны неизбежных и трудно преодолимых повторений ряда слагаемых при учете различных групп консоментов.

Основными показателями продуктивных свойств водоема должны быть: 1) распределение живых организмов, органических веществ и питательных солей как по поверхности дна, так и в толще воды водоема; 2) качественные и количественные показатели динамики этой массы; 3) индивидуальные особенности и в первую очередь показатели темпа роста для основных составляющих население водоема групп и форм; 4) система возможных мероприятий, направляемых человеком к повышению, изменению и регулировке продуктивных свойств водоема. Основное затруднение встречается со стороны тех сложных пищевых взаимоотношений, которые существуют в каждом сложном комплексе организмов. Затруднение это делается еще больше, когда мы перейдем к водоему в целом. Хорошую оценку природной биологической продукции всего водоема мы можем получить суммируя данные по продукции руководящих форм, обычно немногочисленных и составляющих подавляющую часть общей биомассы. Конечно представило бы большое достижение, если бы мы могли найти некоторые более или менее точные показатели продукции водоема в целом.

В связи с высказанными положениями необходимо остановиться на недавно появившейся работе Стрема (K. Münster Strøm), где делается интересная попытка дать определение основным понятиям биологической продуктивности. Стрем расчленяет понятие продуктивности на фактическую (actual productivity) и потенциальную (potential productivity), а понятие продукции на чистую (net production) и валовую (gross production). Все четыре понятия он дает для водоемов идеальных и реальных. Первые характеризуются отсутствием

притока и оттока (баланса) и „нерастворимым“ ложем и представляют собой замкнутый в себе идеальный микрокосм. Установив основные понятия для идеального водоема, он переносит их на водоемы реальные.

При этом Стрем понятие продукции водоема толкует ограничительно, как результат жизнедеятельности растительных организмов, т. е. создание органического вещества из неорганического („Production as a result of the production process, i. e. the organic substance formed from anorganic matter through activity of organisms“).

Под потенциальной продуктивностью идеального водоема Стрем разумеет „The organic substance corresponding to the maximum amount of the „minimum“—salt, present in the lighted surface layers plus the amount of the salt later derived from the organic substance present at the same moment in those layers, together with the organic substance corresponding to the net influx of „minimum“ nutritive salts, and of „minimum“ nutritive salts converted from net influx of organic matter for the period in question“.

Иными словами, для определения потенциальной продуктивности водоема необходимо определить всю сумму „минимум“ солей как в воде, так и в самих организмах, имеющихся в настоящий момент в водоеме и долженствующих еще поступить в водоем за данный период и перечислить полученную сумму на органическое вещество. Под фактической продуктивностью Стрем разумеет общее количество организмов в зоне фотосинтеза („the potential productivity minus the organic substance corresponding to the minimum amount of the „minimum“ salt in the lighted surface layers“), иначе говоря—биомассы планктона в зоне фотосинтеза. Но ведь известно, что количество организмов в зоне фотосинтеза в различного типа водоемах в зависимости от их экономического использования и в различные сезоны года сильно вариирует, стало быть и фактическая продуктивность водоема в зависимости от этого должна менять свое значение, тогда как из всего смысла слов Стрема следует, что понятие фактической продуктивности есть величина постоянная. Однако „реальные“ водоемы Стрема ни в какой мере таковыми не являются, так как из всего громадного разнообразия факторов, слагающих физиономию водоема (физико-географические, химические, биоценотические, деятельность человека), взят только один—материальная основа для построения тела продуцентов в зоне фотосинтеза, как будто все остальные факторы находятся в оптимуме или во всяком случае ни один из них не является и не может явиться депрессирующим.

Как сказано выше, в рамках понятия продукции К. М. Стрем различает, во-первых, продукцию валовую (gross production), или „сумму всех особей, отродившихся за определенный период времени“ независимо от дальнейшей их судьбы, и продукцию чистую (net production), выражающуюся (для реальных водоемов) положительной величиной, соответствующей количеству органических отложений в грунте, получивш хся в результате процессов продукции и не возвращающихся в питательный цикл, и количеству организмов, покидающих водоем тем или иным путем (унос реками, вылет насекомых, рыболовство). („The net production for one year in a real lake will be a positive figure corresponding to that amount of organic deposits resulting from production, which does not revert into the cycle of nutrition and to the amount of organisms leaving the lake in any way: trough floating out by the river, insect imagines, fishery e. c.“)

Попытка Стрема определить чистую продукцию водоема суммой всего органического вещества, выходящего из круговорота, поки-

дающего в том или ином виде водную толщу водоема, не нова, но вряд ли приемлема для определения биологической урожайности. Оно может быть принято в определенной форме условно для определения промысловой урожайности водоема, но не биологической.

Коренной недочет определений Стрема в том, что он пытается дать характеристику процессов биологической продуктивности только по двум фазам—„привходу“ и „выходу“—и оставляет в стороне самое существенное—динамику процессов, которая именно все и определяет и только исходя из которой для нас представляют интерес две другие фазы, теряющие без этого всякий свой смысл. При одних и тех же количествах „минимум“ солей и органических отложений в грунте могут разыгрываться в водоеме весьма различные процессы продуцирования. Водоемы с пониженной продукцией могут отлагать на дне обильные массы органических веществ и наоборот. В зависимости хотя бы от температуры при одном и том же количестве солей процессы будут развертываться с совершенно различным темпом и эфектом. Нам кажется, что для биолога основной интерес именно и представляет, как и в какой форме развертываются процессы продуцирования, т. е. что представляет собой основная масса органического вещества во всех его фазах, каковы качественные и количественные показатели динамики этой массы в посезонной смене, в более длительных изменениях в палеогеографическом разрезе (направлении эволюции морских водоемов) и в изменениях, связанных с хозяйственной деятельностью человека в системе капиталистического и социалистического (планового) хозяйства.

Очень интересна попытка Е. Крепса и Н. Вержбинской определить суммарную продукцию фитопланктона Баренцова моря расходом фосфатов, однако этот путь не разрешает проблему в целом. Главное же возражение можно сделать в том направлении, что Крепс и Вержбинская дают только расход фосфора за определенный сезон года и ничего больше, и конечно это не продукция, потому что в расчет не входят ни в какой мере те процессы циклического характера, которые в первую очередь и дают основную характеристику продукции. Расчет, сделанный данными авторами, как бы предполагает, что на перешедшем из воды в организмы фосфоре развилась только одна генерация организмов.

Все попытки суммарного определения продукции планктона, начатые еще Аткинсом, имеют еще один дефект, а именно невозможность определить, в отношении участия в использовании биогенного элемента, роль истинного фитопланктона—планктонных водорослей и роль других планктонных организмов, потребляющих эти биогенные элементы, и в первую очередь бактерий. Какая часть потребленных питательных солей (возможно преобладающая) приходится на их долю, нам остается пока неизвестным. Однако даже в таком виде указанные попытки представляют очень большой интерес как в смысле вычисления расхода биогенных элементов из растворенного состояния в воде за определенный сезон, так и проделанный С. Бруевичем расчет суточного накопления органического вещества. Эти данные представляют интерес сами по себе и особенно в сравнении для разных водоемов и без пересчета на соответствующую им количественно биомассу органического вещества. Попытки найти сравнительно легко получаемые показатели продуктивности водоемов отнюдь не должны быть оставлены. Работы в этом направлении безусловно надо продолжать.

Даваемое Стремом понятие потенциальной продуктивности не удовлетворяет нас потому, что в основу определения ее ложится

то максимальное выражение, которое мы получим, если всю сумму „минимум“ солей в зоне фотосинтеза перечислим на органическое вещество. Эта величина представляется нам чистой абстракцией, не выражающей основного момента того колоссального конкретного разнообразия, которое мы имеем в природе. Попытка Стрема бесплодна и теоретически и практически. Если в водоеме лимитирующие соли нацело перешли в живое органическое вещество, то „потенциальная“ продуктивность Стрема будет выражаться разовой биомассой на данный момент и не будет отражать напряжения циклических процессов и характера отдельных их фаз. Если в воде еще остаются неиспользованные за вегетативный период запасы „минимум“ солей (а это именно и имеет место в Антарктике и возможно в Азовском море), перечисление всей суммы этих солей на органическое вещество по существу ничего нам не дает. Однако термин „потенциальная продукция“ мы употребляем, но в ином смысле, чем у Стрема. Мы придавали ему чисто практическое, хозяйственное значение—возможность повышения продуктивных свойств водоема в результате мелиоративных мероприятий, допускаемых совокупностью наличных факторов.

Два основные понятия—биомасса и продукция—можно связать зависимостью, выражающей отношение годовой продукции к средней годовой биомассе, то, что нами названо P/B коефициент. Это соотношение дает характеристику темпа процессов продуцирования—наиболее характерного момента в явлении биологической продуктивности. Calanus finmarchicus имеет в Баренцовом море в течение года одну генерацию, а в Немецком море—три. P/B коефициент береговых макрофитов в Баренцовом море в два-три раза меньше, чем в Черном море. Особенно P/B коефициент является показательным при сравнительном изучении различных водоемов.

Что касается факторов внешней среды, определяющих ту или иную форму биологического продуцирования в морских водоемах, то в основном это следующие: 1) питательные вещества, 2) газовое состояние среды, 3) температура, 4) свет для растений, 5) физические и химические свойства воды (исключая указанных выше), 6) физические и химические свойства грунта, 7) глубина, 8) свет для животных, 9) биоценотические связи, 10) деятельность человека.

Первые три для животных и четыре для растений являются особо значимыми и могут характеризоваться в отличие от остальных тем, что в определенных дозировках могут почти нацело приостанавливать процесс продуцирования.

Особо нужно поставить влияние хозяйственно-экономической деятельности человека на процессы продуцирования. Вспомним хотя бы тот замечательный пример, который дал нам запуск морского рыбного хозяйства, имевший место в мировую войну, или те изменения, которые должны быть внесены в режим Каспийского, Черного, Азовского и Аральского морей запроектированным мощным гидростроительством.

Наконец все рассмотренные факторы и обусловливаемый ими характер процесса биологического продуцирования должны всегда рассматриваться в исторической смене, обусловливаемой палеографическими изменениями.

Те климатические и орогенетические изменения, которые имеют место в морских (соответственно и пресноводных) бассейнах, в порядке геологических изменений естественно обусловливают изменения и во всех элементах, слагающих ту или иную форму процессов биологического продуцирования. Гидропалеогеографический метод

в изучении биологической продуктивности, особенно в применении к некоторым водоемам морского типа, должен оказаться весьма плодотворным. В число таких водоемов в первую очередь попадают многие наши моря, прилежащие к нашему Союзу краевые моря северного полярного бассейна, начиная с Баренцова, и в еще большей степени Черное, Азовское, Каспийское и Аральское моря, в силу той своеобразной и бурной истории, которую они пережили в третичном и четвертичном периодах.

В остальных частях мирового океана в силу большой солевой и термической инерции изменения гидрологического режима совершаются гораздо медленнее, чем в замкнутых и полузамкнутых водоемах, и не сказываются на его населении так резко, как это обычно имеет место в полузамкнутых и замкнутых водоемах.

Окраинные же моря часто в силу орографических изменений и следующих за этим изменений береговой линии, приобретая характер полузамкнутых или даже замкнутых водоемов, испытывают в силу обособления их водного баланса значительные, быстро протекающие изменения в солевом и термическом режиме. Если да́же и в открытых частях океана мы наблюдаем смену фауны и флоры, идущую в широтном направлении, то бо́льшая или меньшая изоляция отдельных морских бассейнов еще резче подчеркивает эту смену. Возьмем хотя бы состав береговых макрофитов, являющихся основными продуцентами в береговой зоне. В Белом море—это ляминарии и зостера, на Мурмане—ляминарии, аскофиллюмы и фукусы, в Черном море—цистозира, зостера и филлофора, в Каспийском море из них имеется только зостера. Индивидуальные особенности в отношении продуктивных свойств у всех этих форм различны.

Изменение гидрологического режима полузамкнутых и замкнутых морских водоемов и их режим могут естественно влечь за собой изменения по двум основным линиям: 1) изменение (отбор) видового состава фауны и флоры и 2) изменение индивидуальных особенностей отдельных их компонентов. И то и другое одинаково может иметь кардинальное значение для формы процессов продуцирования. Всем хорошо известно, какое исключительное значение играет в фауне пресноводных водоемов балтийского бассейна и территорий, прилежащих к северному полярному бассейну, реликтовый холоднолюбивый комплекс и сколь своеобразную физиономию придает он процессам продуцирования в этих водоемах. Только в палеографическом аспекте явление делается нам вполне понятным. Своеобразное явление миграций рыб вообще и в частности проходных рыб мы склонны в значительной степени рассматривать как результат имевших место палеографических смен. Л. С. Берг указывает, что проходные рыбы свойственны только умеренной и арктической зонам северного полушария и неизвестны для южного полушария. Нечего указывать на то, какой крупной и типичной чертой входят проходные рыбы в биологический режим пресных водоемов. Летом в Баренцово море вкочевывают многие миллионы тонн различных рыб, уходящих на зиму на запад и на юг. Развитие путей их миграций в значительной степени должно рассматриваться как результат палеогеографических изменений.

Любопытный пример дает нам также население опресненных устьевых зон рек, впадающих в северный полярный бассейн. Они обильно населены представителями своеобразного реликтового комплекса, что является повидимому результатом климатических и гидрологических смен, имевших место в предыдущие геологические периоды. Обильное население устьевых зон отнюдь не является обычным и даже частым явлением для рек земного шара.

Еще более яркие примеры в этом направлении дают наши южные моря и особенно Каспийское. Несмотря на наличие помимо основного автохтонного комплекса организмов, также групп арктических и средиземноморских вселенцев, Каспийское море, как известно, лишено целого ряда типичных групп морской фауны и флоры, среди которых наибольшее значение в конфигурации процессов продуцирования играют отсутствующие в Каспии иглокожие, оболочниковые, гефиреи и плеченогие и выраженные здесь очень слабо губки, кишечно-полостные, мшанки, полихеты и немертины. Особенно интересен этот набор отсутствующих или слабо представленных в Каспийском море форм с точки зрения пищевых цепей. Замечательно, что почти все они либо совсем не служат пищей для других организмов, либо служат лишь в ничтожной степени. Используя терминологию, предложенную нами ранее, большинство этих форм, питаясь либо первичным звеном, либо промежуточным звеном первого порядка, сами представляют собой конечные звенья пищевых цепей. Только полихеты и гефиреи являются промежуточными звеньями второго порядка и представляют собой излюбленную для других организмов пищу.

Кроме того отсутствие в Каспии иглокожих, жестоких конкурентов мелких двустворчатых моллюсков является также немаловажным фактом. Все указанные моменты являются результатом имевших место в третичном периоде палеогеографических изменений.

Однако под влиянием изменений режима моря могут меняться и индивидуальные особенности отдельных групп и форм, в частности их качества продуцирования. Если даже близкие виды дают различной плотности популяцию при всех прочих равных условиях, то понятно, что совершенно неправильным будет думать, что каков бы ни был набор форм, они дадут одну и ту же биомассу при тождественных условиях кормовой базы. Кроме того применительно к мало подвижным организмам, населяющим Каспийское море, можно предполагать, что имевшие место значительные изменения солености воды в обе стороны как в отношении суммарной солености, так и солевого состава могли обусловить ослабление жизнестойкости отдельных форм. При этом остается неясным, в какой мере является наличная для Каспийского моря качественная бедность малоподвижными бентическими формами результатом солевого сдвига и в какой мере имевшим место общим понижением солевой концентрации, доводившим еще совсем недавно Каспийское море до состояния почти пресного водоема, во всяком случае значительно более пресного, чем в настоящее время. Если последнее обстоятельство играло какую-то роль, можно предполагать возможным вселение в Каспий и развитие в нем некоторых форм, живущих в настоящее время в Черноморско-Азовском бассейне. По крайней мере как будто можно считать доказанным, что Mytilaster, попав недавно в Каспийское море из Черного, успел за 15 лет колоссально в нем размножиться. Можно рассчитывать на возможность акклиматизации в Каспийском море и некоторых других представителей фауны Черного и Азовского морей в целях повышения его кормовой базы.

В заключение нам остается перечислить те основные направления, в которых должно вестись изучение водоемов, чтобы скорее установить основные показатели их продуктивных свойств.

Изучение явлений биологической продуктивности водоема в целях получения количественного его выражения слагается из следующих основных разделов.

1. Накопление, превращение, распад и выход из круговорота органических веществ, скорость процессов их распада и восстановления.

2. Количественный учет основных групп населения, изменение биомассы во-время в связи с факторами внешней среды и качественно-количественный анализ структуры комплексов организмов.

3. Пищевые ряды и количественная их характеристика.

4. Экологическая характеристика руководящих и характерных форм населения, продолжительность их жизни и темп роста.

Это изучение должно вестись в разрезе эволюционных изменений всего составляющего водоем комплекса, учитывая неуклонно возрастающее воздействие на этот комплекс деятельности человека. В условиях социалистического планового хозяйства гидробиология и в частности учение о биологической продуктивности водоемов должны стать одной из наиболее прочно связанных с хозяйственной деятельностью человека дисциплин. Мы должны получить достаточно полную типологическую характеристику морских водоемов, из которой будет вытекать вся та система мероприятий, которая будет обеспечивать максимальное их хозяйственное использование.

ЛИТЕРАТУРА

1. Берг Л. С. Яровые и озимые расы у проходных рыб, Известия Академии наук СССР, 1934. — 2. Богачев В., Руководящие окаменелости разреза Апшеронского полуострова и т. д. Труды, Азербайджанского нефтяного института, Серия работ по общей и прикладной биологии, в. IV, 1932. — 3. Броцкая В. и Зенкевич Л., Количественный учет донной фауны Баренцова моря (в печати). — 4. Бруевич С. В., Химия северного и южного Каспия, Справочник морей СССР (в печати). — 5. Водяницкая-Морозова Н., Опыт количественного учета макрофитов в Черном море (в печати). — 6. Верещагин Г., Лимнология и пути ее современного развития, Исследование озер СССР, в. 1, изд. Г. Г. И., 932. — 7. Глушков В., Гидрология как наука, Известия Государственного гидрологического института, № 53, 1933. — 8. Гаузе Г., Экспериментальное исследование борьбы за существование и т. д., Зоологический журнал, т. XIII, в. 1, 1934. — 9. Зенкевич Л., Материалы по питанию рыб Баренцова моря Введение. Доклады I сессии Государственного океанографического института, 1932. — 10. Зенкевич Л. А., Некоторые моменты зоогеографии северного полярного бассейна в связи с вопросом о его палеографическом прошлом, Зоологический журнал, т. XII, в 4, 1934. — 11. Зенкевич Л., Производительность морских водоемов, Труды фаунистической конференции Зоологического института Академии наук СССР, 3—8 февраля 1932 г., Ленинград, 1934. — 12. Кашкаров Д. Н., Среда и сообщество, 1933. — 13. Киреева М. и Щапова Т., Темп роста возрасты и спороношение Laminaria digitata (в печати). — 14. Кленова М. В., Исторический метод в океанографии, Социалистическая реконструкция и наука, 1934. — 15. Kreps E. and Veribinskaya N., Seasonal changes in the phosphate and nitrate content and in hydrogen ion concentration in the Barents sea, Journal du Conseil, Vol V, № 3, 1930. — 16. Лебедев В., К вопросу о гидрологии в ряду географических наук, Известия Государственного гидрологического института, № 57—58, 1933. — 17. Марков Ф., Основные проблемы гидрологии в плане второй пятилетки, Известия Государственного гидрологического института, № 47, 1932. — 18. Муравейский С. Д., Тезисы доклада, Пути и проблемы биогидрологии. — 19. Россолимо Л., Задачи и установки лимнологии как науки, Труды Лимнологической станции в Косине, № 17, 1934. — 20. Strom K., Tyrifjord M., A limnological study Skrifter utgi II av. Det. Norske Videnskaps. Akademi i. Oslo, 1 Mat. Naturw. Klasse, № 3, 1932 — 21. Thienemann A., Der Produktionsbegriff in der Biologie, Arch. f. Hydrobiologie, Bd. XXXII, 1931.

BIOLOGICAL PRODUCTIVITY OF SEA WATERS

by V. Brotzky and Prof. L. Zenkewitch

From the Institute of Zoology, University of Moscow

Summary

I. In studying the live organic mass in a basin we operate with three basic conceptions.

1. Biological productivity — the general property of basins to stipulate one or other character and rate of regeneration of organic matter in live organisms. The term is used irrespectively of the moment of time.

2. Biomass — amount of substance per unit of surface or volume in living organisms. It may be individual, average, maximum, minimum, undergoing more or less considerable fluctuations with time.

3. Biological production—expressing the increase in biomass during a certain lapse of time, created by natural increase in biomass at the expense of growth, generating of new broods as well as the decrease in biomass stipulated by the dying off of individuals, fishing out by man and death from enemies.

Biological production is to be conceived as the index of degree of intensity of the growth process of the population within a certain complex of factors of the medium.

II. Estimation of all forms of population being a matter of assiduous work, it is sufficient for solving the problem of productivity to operate with smale set of leading mass forms, constituting, as a rule, not less tthan 90% of the whole biomass.

III. Attempts to give the comparatively easily available quantitative indices of biological productivity of a basin without analysing the whole mass of organisms have so far failed to give the expected results. K. Münster Ström made an attempt to give the characteristic of processes of biological productivity on the basis of two phases only — «influx» (quantity of „minimum" salts in the zone of photosynthesis — material substrate for the formation of phytoplankton) and „outflow" (quantity of organic matter leaving the cyclic biological processes taking place in the basin)— leaving aside the most essential point — dynamics of processes and the forms which the above processes take in the basin.

All these attempts, however interesting, need thoroughly further elaboration for at present they do not give a satisfactory method for determining the productive properties of a basin.

The biological production is no ultimate result for a given moment of time, but an index of morphology and dynamics of the process of producing.

IV. The two basic conceptions — biomass and production may be correlated by expressing the ratio of yearly production to the average yearly biomass, which we term as the P/B coefficient, being of great value in the comparative study of different basins.

V. Among factors of the medium determining the one or other form of biological producing we stress, as most important, three factors for the animals and four factors for plants, namely: nutritive substances, gaseous composition of the medium, temperature and light for plants. The other factors — physico-chemical properties of bottom, depth, light for animals, biocenotical connections — being of smaller importance.

VI. From the enumerated factors we shall dwell but on the latter as one being usually set aside.

VII. The bearing of the economic activity of man upon the processes of producing is to be mentioned separately.

VIII. Finally all the considered factors and the character of bioligical production show t hat the condition should be invariably studied in the aspect of historical modification, brought forth by paleogeographical changes.

The climatic and orogenetic changes taking place in sea bassins (and sweet-water one respectively) in the line of geological modifications, naturally stipulate certain modifications in the elements constituting one or other form of processes of biological producing.

The hydropaleographical method in the study of biological productivity is sure to be very effective in elucidating the variegated forms of the phenomenon itself. The hydropaleobiology is particularly useful in the study of our Russian northern and southern seas.

The above modifications result in: 1) modifications qualitative composition of the flora and fauna, 2) modifications of individual characteristics of the separate components thereof, the latter creating different forms of biological production. Even open seas are subject to considerable changes in the qualitative composition of the organisms populating them. Whereas in semiclosed and closed sea basins these changes become particularly conspicuous being the result of the violation of thermic and salt regime. As a striking illustration to the above statement we may mention the Caspian Sea. In spite of presence of arctic and mediterrenean immigrants along with the main autochtonic comlpex of organisms groups of sea flora and fauna are found to be either perfectly lacking or feebly represented, this giving a peculiar and specific character to all biological processes of producing in the said basin which is firstly reflected in the construction of nutrition chains. Inasmuch as the present phase of the Caspian Sea was preceded by one of considerable dilution of salt water it may be presumed that a number of forms were crowded out by this very dilution and might have existed there under conditions of the present salinity in spite of the shifting of salt composttion in the Caspian water which is now being observed. This consideration allows to propose experiments on acclimatisation in the Caspian Sea of some invertebrates — representatives of the Black — Asow Sea fauna.

IX. The study of phenomena of biological productivity in a basin is composed oi the following main sections.

1. A cumulation, transformations, disintegration and drop out of the metabolism cycle of organic matter, the rate of processes of disintegration and regeneration.

2. Quantitative evaluation of leading groups of population, the fluctuation of biomass in time in connection with medium factors and the quantitative-qualitative analysis of the structure of organism complexes.

3. Nutritive chains and their quantitative characteristic.

4. Ecological characteristic of leading and characteristic forms of population, length of life and rate of growth thereof.

This study is be conducted in the aspect of the evolutionary alterations of the whole complex constituting the basin bearing in mind steadily increasing influence of man thereupon. In the conditions of socialist economy hydrobiology in its whole and in particular the study of biological producing of basins is to become one of the disciplines most strongly linked with the economic activities of man.

We are to obtain the most exhaustive typological characterisation of sea basins which is to determine the general system of measurs necessary for ensuring the maximum economic utilisation of basins.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XV 1936 г. ВЫП. 1

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ГЕНОВ III ХРОМОСОМЫ DR. MELANOGASTER, ВЛИЯЮЩИХ НА КОЛИЧЕСТВО СТЕРНИТАЛЬНЫХ ЩЕТИНОК

М. Л. Карп

Научно-исследовательский институт зоологии Московского государственного университета

ВВЕДЕНИЕ

В работах по наследованию количественных признаков наряду с немногими основными генами, определяющими признак, обычно отмечается действие мелких модификаторов. Однако в этих работах нет данных по изучению этих модификаторов. Внимание исследователей направлено было до сих пор на выявление сильных генов. Влияние так называемых „малых“ генов на количественные признаки анализу не подвергалось. Вследствие этого влияние целой хромосомы или незначительной части ее на определенный признак часто приписывалось действию одного гена. Отсутствие же какого-либо действия хромосомы в отношении определенного признака считалось достаточным доказательством отсутствия в этой хромосоме генов, влияющих на этот признак. О наличии в хромосоме генов, влияющих на определенный признак, судили по явному проявлению хромосомы. Таковы работы Уорена (Warren, 1924), Вексельсена (Wexelsen, 1933) и ряд других работ. Работа Герша (Hersh, 1929) показала, что каждый из полученных им небольших участков хромосомы оказывал влияние на число фасеток глаза Bar у Dr. melanogaster. Но и он надлежащего анализа действия этих участков в отношении данного признака не дал вследствие того, что он приписал это действие влиянию сигнальных генов, которыми маркированы были отдельные участки, и тем самым вопрос об изучении этих участков был им совсем снят.

Недавнее выступление Расмуссона (Rasmusson, 1933), утверждающего на основании работ шведских генетиков и своих собственных исследований, что число генов, определяющих количественные признаки, доходит до 100—200, доказывает абсолютную недопустимость сведения роли хромосомы в отношении какого-либо количественного признака к исключительному действию сигнальных генов и необходимость соответствующего изменения метода исследования по количественным признакам.

В настоящей работе по исследованию распределения генов III хромосомы Dr. melanogaster, влияющих на число стернитальных щетинок, мы исходили из возможности проявления большого числа генов в отношении данного признака и поставили перед собой задачу выявить гены, влияющие на признак независимо от возможного дей-

ствия сигнальных генов, исследовать их относительную силу действия и распределение их в хромосоме.

МАТЕРИАЛ И МЕТОД

Существенное значение имел для нас выбор признака. Как это показал Бриджес (Bridges, 1925) и недавно Добжанский и Шульц (Dobzhansky and Shultz, 1934), проявление относительно малых модификаторов в отношении изменения того или иного признака зависит от состояния генного баланса, определяющего данный признак. Незначительная передвижка в генном балансе, определяющем ту или иную степень интерсексуальности, вызванная мелким модификатором, обнаружила четкое фенотипическое проявление, в то время как влияние того же модификатора на генный баланс, определяющий нормальный пол, оказалось совершенно неуловимым. Пленкет (Plunket, 1926), работавший с макрохетами, количество, форма и расположение которых очень константны, установил, что действие отдельного гена, имеющего тенденцию редуцировать число щетинок, оказывалось часто недостаточно сильным, проявлялось не полностью или совершенно не проявлялось, пока этот ген не комбинировался с другим геном, редуцирующим число щетинок. Учитывая эти обстоятельства, мы решили заняться наследованием количества щетинок на стернитах брюшка Dr. melanogaster, предполагая, что на этом признаке нам удается фиксировать сравнительно мелкие наследственные различия.

На стернитах брюшка Drosophila расположены микрохеты. Число их вариирует от 12 до 25 у самок и от 9 до 21 у самцов на каждом стерните. В разных линиях эти пределы неодинаковы. У самок имеются щетинки на 5 стернитах, а у самцов на 4. Мы нумеруем стерниты по порядку их расположения, считая спереди. В тех экспериментах, в которых учитывались три стернита, щетинки считались на 2-м, 3-м и 4-м у самок и самцов; при учете двух стернитов подсчет велся на 2-м и 3-м стернитах у самок и самцов.

Выбор признака в отношении возможности улавливать небольшие изменения в его генном балансе оказался удачным. Не особенно удобным однако этот признак (вообще щетинки Drosophila) является в том отношении, что он восприимчив ко всяким влияниям внешней среды. Пленкет (1926) показал, как сильно вариирует количество щетинок в зависимости от условий содержания, кормления и разведения мух и насколько всякое упущение в отношении унификации этих условий может способствовать извращению различий, определяемых генетическими факторами. Это нами было учтено, и необходимая предосторожность была обеспечена примененным нами методом анализа.

Для исследования взяты две линии.

Первая, маркированная шестью рецессивными генами III хромосомы. Она получена была нами из линии ru h th st cu sr ca[1], имеющейся у нас в лаборатории, в результате удаления из нее гена h (hairy), влияющего на количество щетинок. Для удаления гена h из линии ru h th st cu sr ca поставлены были следующие скрещивания:

$$1.\ ♀\ \frac{ru\ h\ th\ st\ cu\ sr\ ca}{ru\ h\ th\ st\ cu\ sr\ ca} \times ♂\ \frac{+++++++}{+++++++}$$

[1] ru — roughoid 0,0 морганид
th — thread 42,0 »
st — scarled 44,0 »
cu — curled 50,0 »
sr — stripe 62,0 »
ca — claret 100,0 »

$$2.\ ♀ \frac{ru\ h\ th\ st\ cu\ sr\ ca}{+\ +\ +\ +\ +\ +\ +} \times ♂ \frac{ru\ h\ th\ st\ cu\ sr\ ca}{ru\ h\ th\ st\ cu\ sr\ ca}$$

$$3.\ ♀ \frac{D\,sb}{C\,III} \times ♂ \frac{ru + th\ st\ cu\ sr\ ca}{ru\ h\ th\ st\ cu\ sr\ ca}$$

$$4.\ ♀ \frac{D\,sb}{C\,III} \times ♂ \frac{ru + th\,st\,cu\,sr\,ca}{C\,III} \left(\frac{ru\ h\ th\,st\,cu\,sr\,ca}{C\,III}\right)$$

$$5.\ ♀ \frac{ru + th\ st\ cu\ sr\ ca}{C\,III} \times ♂ \frac{ru + th\ st\ cu\ sr\ ca}{C\,III}$$

В результате 4-го скрещивания получены были два сорта банок с мухами: в одних банках были мухи, у которых одна третья хромосома имела гены ru + th st cu sr ca, в других, у которых одна третья хромосома имела гены ru h th st cu sr ca. Оппозитная III хромосома у всех мух во всех банках имела C III. Скрестив братьев с сестрами (5 скрещивание), мы получили в одних банках $\frac{ru\ h\ th\ st\ cu\ sr\ ca}{ru\ h\ th\ st\ cu\ sr\ ca}$, а в других $\frac{ru\ th\ st\ cu\ sr\ ca}{ru\ th\ st\ cu\ sr\ ca}$.

Таким образом получена была линия «ru th st cu sr ca».

Мухи, использованные для размножения этой линии, представляли собой потомство от одного кроссоверного самца $\frac{ru + th\ st\ cu\ sr\ ca}{ru\ h\ th\ st\ cu\ sr\ ca}$. Следовательно обе третьи хромосомы у мух полученной нами линии происходили от одной единственной III хромосомы.

Вторая использованная нами линия маркирована геном ebony.

По обеим линиям проведен инбридинг в течение 6 поколений. В дальнейшем они поддерживались в массовых культурах. Подсчет щетинок на трех стернитах брюшка у 50 ♀ ru th st cu sr ca и 50 ♀ ebony (табл. 1) выявил, что разница между этими линиями по 3 стернитам составляет 6,75 щетинок и что эта разница вполне реальна.

Таблица 1

Подсчет стернитальных щетинок у мух $\frac{an}{an}$ $\left(\frac{ru\ th\ st\ cu\ sr\ ca}{ru\ th\ st\ cu\ sr\ ca}\right)$ и $\frac{+}{+}$ (ebon

Наименование стернита	$\frac{+}{+}$			$\frac{an}{an}$			d	$\sqrt{m_1^2 + m_2^2}$
	n	M ± m	σ	n	M ± m	σ		
II стернит	50	19,34 ± 0,12	1,2	50	17,03 ± 0,17	1,7	2,31	0,20
III »	50	19,52 ± 0,15	1,5	50	17,48 ± 0,16	1,0	2,04	0,22
IV »	50	19,62 ± 0,13	1,3	50	17,22 ± 0,18	1,8	2,40	0,22
Всего	50	58,48 ± 0,26	2,6	50	51,73 ± 0,43	4,3	6,75	0,50

Мухи выведены на корме одной варки, в одинаковых температурных условиях, и можно считать, что разница между этими двумя линиями в значительной степени генотипическая. Мы поэтому считали эти линии вполне подходящими для нашего исследования. Линия ru th st cu sr ca названа нами анализаторной и обозначена „an“, а ebony— нормальной. Для исследования влияния всей III хромосомы на данный признак были поставлены скрещивания ♀ an × ♂ + и ♀ an × ♂ F_1 с целью получения двух типов мух, отличающихся в среднем только различными III хромосомами.

Схема 1

Категории мух, полученных от скрещивания ♀ $\frac{an}{an}$ × ♂ $\frac{an}{+'}$ ($+'$ обозначает хромосомы из генотипа $\frac{an}{an}$, $+$ — хромосомы из генотипа $\frac{+}{+}$)

I категория фенотип ru th st cu sr ca		II категория фенотип $\frac{+}{+}$	
$\frac{+}{+'}\ \frac{+'}{+'}\ \frac{an}{an}\ \frac{+'}{+'}$	$\frac{+'}{\llcorner}\ \frac{+'}{+'}\ \frac{an}{an}\ \frac{+'}{+'}$	$\frac{+'}{+}\ \frac{+'}{+'}\ \frac{an}{+'}\ \frac{+'}{+'}$	$\frac{+'}{\llcorner}\ \frac{+'}{+'}\ \frac{an}{+}\ \frac{+'}{+'}$
$\frac{+}{+'}\ \frac{+'}{+'}\ \frac{an}{an}\ \frac{+'}{+}$	$\frac{+'}{\llcorner}\ \frac{+'}{+'}\ \frac{an}{an}\ \frac{+}{+}$	$\frac{+'}{+}\ \frac{+'}{+'}\ \frac{an}{+}\ \frac{+'}{+}$	$\frac{+'}{\llcorner}\ \frac{+'}{+'}\ \frac{an}{+}\ \frac{+'}{+}$
$\frac{+}{+'}\ \frac{+}{+'}\ \frac{an}{an}\ \frac{+'}{+'}$	$\frac{+'}{\llcorner}\ \frac{+'}{+}\ \frac{an}{an}\ \frac{+'}{+'}$	$\frac{+'}{+}\ \frac{+'}{+}\ \frac{an}{+}\ \frac{+'}{+'}$	$\frac{+'}{\llcorner}\ \frac{+'}{+}\ \frac{an}{+}\ \frac{+'}{+'}$
$\frac{+'}{+}\ \frac{+'}{+}\ \frac{an}{an}\ \frac{+'}{+}$	$\frac{+'}{\llcorner}\ \frac{+'}{+}\ \frac{an}{an}\ \frac{+'}{+}$	$\frac{+'}{+}\ \frac{+'}{+}\ \frac{an}{+}\ \frac{+'}{+}$	$\frac{+'}{\llcorner}\ \frac{+'}{+}\ \frac{an}{+}\ \frac{+'}{+}$

Из схемы 1 видно, что мухи I категории гомозиготны по всем генам анализируемой хромосомы, а мухи II категории гетерозиготны по этим генам. По всем остальным хромосомам обе категории в среднем совершенно одинаковы. Сопоставление средних количеств стернитальных щетинок у этих двух категорий мух позволило поэтому определить влияние III хромосомы на данный признак.

Установив влияние III хромосомы на число щетинок, мы приступили к выяснению роли отдельных участков хромосомы. Для этой цели хромосома была разбита перекрестом на отдельные участки при помощи скрещивания ♀ $\frac{ru\ th\ st\ cu\ sr\ ca}{+\,+\,+\,+\,+\,+}$ × ♂ $\frac{ru\ th\ st\ cu\ sr\ ca}{ru\ th\ st\ cu\ sr\ ca}$. Путем скрещивания кроссоверных самцов с анализаторными самками получен был затем ряд линий, представлявших различные отрезки исследуемой хромосомы.

Для сопоставления этих отрезков необходимо было обеспечить, чтобы они действительно отличались только структурой одной из III хромосом и были совершенно одинаковы по всем остальным хромосомам. С этой целью мы провели ряд последовательных скрещиваний

I ♂ cros. × ♀ $\frac{an}{an}$

II ♂ F_1 × ♀ $\frac{an}{an}$

III ♂ F_2 × ♀ $\frac{an}{an}$

IV ♂ F_3 × ♀ $\frac{an}{an}$

V ♂ F_4 × ♀ $\frac{an}{an}$

Интересующие нас отрезки хромосомы были таким образом введены в генотип линии ru th st cu sr ca, и линии, полученные нами в V

околении от исходных крос соверных самцов, отличались только длиной отрезка исследуемой III хромосомы. Сопоставление этих линий д их контролем, линией ru th st cu sr ca позволило определить роль отрезков III хромосомы в действии, оказываемом на признак всей хромосомой.

Сопоставляемые генотипы, исследуемый и контрольный, выводились вместе в каждой банке и представлены были родными сестрами одинакового возраста, находившимися в совершенно одинаковых условиях. Таким образом почти совершенно исключено было влияние внешних условий на результаты нашего исследования. Реальная разница в числе стернитальных щетинок у различных линий, представлявших отдельные отрезки хромосомы, рассматривается нами вследствие этого как генотипическая разница, определяемая различием в наборах генов, обусловливающих проявление данного признака. В результате последовательного рассмотрения проявления признаков в этих линиях по мере удлинения представленных ими отрезков хромосомы выявлена была схема распределения генов исследованной хромосомы, влияющих на число стернитальных щетинок.

ВЛИЯНИЕ ВСЕЙ III ХРОМОСОМЫ НА КОЛИЧЕСТВО СТЕРНИТАЛЬНЫХ ЩЕТИНОК

Скрещивание ♀ $\frac{\text{ru th st cu sr ca}}{\text{ru th st cu sr ca}}$ × ♂ $\frac{\text{ru th st cu sr ca}}{+\ +\ +\ +\ +\ +}$ дало две категории мух, отличавшихся в среднем только различными III хромосомами. Результаты подсчета щетинок на трех стернитах у 100 мух каждой из этих двух категорий представлены на табл. 2. Средние по отдельным стернитам у фенотипически нормальных мух гетерозиготных по анализаторной хромосоме—20,02; 20,55; 20,89. На соответствующих стернитах у анализаторных мух гомозиготных по хромосоме, несущей гены ru th st cu sr ca, средние числа щетинок—18,37 18,87; 19,01.

Разница между этими двумя типами мух $\frac{\text{ru th st cu sr ca}}{+\ +\ +\ +\ +\ +}$ и $\frac{\text{ru th st cu sr ca}}{\text{ru th st cu sr ca}}$.

Таблица 2. Подсчет стернитальных щетинок у мух, отличающихся в среднем по III хромосоме, полученных от скрещивания ♀ $\frac{an}{an}$ × ♂ $\frac{+}{an}$

Наименование стернита	$\frac{+}{an}$			$\frac{an}{an}$			d	$\sqrt{m_1^2 + m_2^2}$
	n	M ± m	σ	n	M ± m	σ		
стернит	100	20,02 ± 0,18	1,84	100	18,37 ± 0,18	1,84	1,65	0,26
III »	100	20,55 ± 0,16	1,64	100	18,87 ± 0,17	1,74	1,68	0,23
V »	100	20,89 ± 0,15	1,52	100	19,01 ± 0,20	2,04	1,88	0,25
Всего . . .	100	61,46 ± 0,34	3,36	100	56,25 ± 0,41	4,06	5,21	0,53

по отдельным стернитам—1,65; 1,68; 1,88. Общая разница 5,21. Ошибка разницы ± 0,53 щетинки. Следовательно разница между рассмотренными двумя типами мух вполне реальна, и совершенно очевидно, что она может быть приписана только различию генетических структур III хромосом сопоставленных линий.

ВЛИЯНИЕ ОТДЕЛЬНЫХ УЧАСТКОВ ХРОМОСОМЫ НА ЧИСЛО СТЕРНИТАЛЬНЫХ ЩЕТИНОК

Из различных классов мух, полученных от скрещивания

$$♀ \frac{ru\ th\ st\ cu\ sr\ ca}{+\ +\ +\ +\ +\ +} \times ♂ \frac{ru\ th\ st\ cu\ sr\ ca}{ru\ th\ st\ cu\ sr\ ca},$$

для подсчета использовано только 10 классов. По остальным классам оказались небольшие количества мух, и они поэтому не были учтены. По 8 классам у самок и 7 классам у самцов просмотрено по 50 мух и только по 2 классам у самок и 1 классу у самцов по 25 мух. У самок подсчет проведен по 2 некроссоверным классам и 8 кроссоверным. У самцов по 2 некроссоверным и 6 кроссоверным. Подсчитывались щетинки на 2 стернитах — 3-см и 4-м. Результаты подсчета даны в табл. 3. В графе d отмечена разница между средним каждого кроссоверного класса и средним некроссоверного класса мух, гетерозиготных по исследуемой хромосоме. В графе d_s суммирована эта разница по каждой паре взаимно соответствующих дополнительных классов.

Из таблицы видно, что наибольшую редукцию, превышающую редуцирующее действие всей хромосомы ru th st cu sr ca, дает класс th st cu sr ca по самкам и по самцам. Соответствующий ему дополнительный класс ru у самок дает небольшое увеличение количества щетинок (+0,48); у самцов по этому классу отмечена лишь незначительная редукция (—0,36). Эти данные дают основание предполагать, что на участке между ru и th имеется ген, усиливающий данный признак. По классу ru у самок он проявился в непосредственном увеличении числа щетинок, а по th st cu sr ca и у самок и у самцов, очевидно благодаря освобождению от этого усилителя, могло более полно проявиться редуцирующее действие оставшейся части хромосомы. Небольшую редукцию числа щетинок у самцов ru мы считаем случайным отклонением. Это подтверждается и результатами вторичного скрещивания $♀ \frac{ru\ th\ st\ cu\ sr\ ca}{+\ +\ +\ +\ +\ +} \times ♂ \frac{ru\ th\ st\ cu\ sr\ ca}{ru\ th\ st\ cu\ sr\ ca}$ (табл. 4).

В этом скрещивании класс ru по 100 самцам дал наибольшее увеличение количества щетинок (+0,37).

По классам ru th st cu и sr ca просмотрено только по 25 самок. ru th st cu дает редукцию 4,44, а sr ca редуцирует 2,16 щетинки. По классу ru th st cu sr у самок редукция 4,14 щетинки, у самцов редукция 3,92 щетинки. По классу ca у самок редукция 1,94 щетинки и у самцов редукция 1,32 щетинки. Рассмотрение этих 4 классов приводит к заключению о том, что на участках хромосомы, маркированных генами ru st h st cu и sr ca, должно быть по крайней мере по одному гену, редуцирующему число щетинок.

Между средними классов ca и sr ca, ru th st cu и ru th st cu sr разницы незначительные, но какими бы они ни были, по ним нельзя было бы судить о том, отражают ли классы sr ca и ru th st cu sr действие новых генов кроме тех, проявление которых предполагается нами по классам ca и ru th st cu. Сильно действующий ген, находящийся на участке sr ca вблизи гена sr, может быть представлен и классом sr ca, и классом ca, первым классом слабее, вторым сильнее, разница между ними может быть значительна, а между тем и в том и в другом классе будет отражено действие только одного гена. Сильный ген, находящийся вблизи гена sr, вправо от него, может быть совсем не представлен классом ca. Но влево от sr может быть другой ген, действующий в противоположном направлении, в этом случае

Таблица 3. Подсчет стернитальных щетинок у мух 10 различных классов, полученных от скрещивания

$$♀ \frac{ru\ th\ st\ cu\ sr\ ca}{+\ +\ +\ +\ +\ +} \times ♂ \frac{ru\ th\ st\ cu\ sr\ ca}{ru\ th\ st\ cu\ sr\ ca}$$

	I стернит										II стернит				
	♀					♂					♀				
	n	M ± m	d	ds	σ	n	M ± m	d	ds	σ	n	M ± m	d	ds	σ
++++++	50	19,40±0,20	0	—3,00	1,43	50	16,94±0,23	0	—2,96	1,65	50	20,36±0,23	0	—3,34	1,47
ru th st cu sr ca	50	16,40±0,26	—3,00		1,86	50	13,98±0,27	—2,96		1,90	50	17,02±0,28	—3,34		2,00
ru+++++	50	19,86±0,20	+0,46	—2,64	1,70	50	16,56±0,25	—0,38	—3,76	1,80	50	20,38±0,24	+0,02	—3,66	1,70
+th st cu sr ca	50	16,30±0,37	—3,10		2,60	25	13,56±0,36	—3,38		2,10	50	16,68±0,30	—3,68		2,10
ru th st cu++	25	17,48±0,52	—1,92	—3,12	2,60	—	—	—	—	—	25	17,84±0,54	—2,52	—3,48	2,70
++++sr ca	25	18,20±0,58	—1,20		2,90	—	—	—	—	—	25	19,40±0,56	—0,96		2,80
ru th st cu sr+	50	17,30±0,25	—2,10	—2,78	1,80	50	14,88±0,27	—2,06	—2,92	1,93	50	18,32±0,31	—2,04	—3,30	2,23
+++++ca	50	18,72±0,23	—0,68		1,63	50	16,08±0,31	—0,86		1,52	50	19,10±0,25	—1,26		1,80
+th st cu sr+	50	17,36±0,25	—2,04	—2,20	1,66	50	14,09±0,34	—2,85	—2,73	2,40	50	17,40±0,17	—1,94	—2,60	1,20
ru++++ca	50	19,24±0,30	—0,16		2,30	50	17,06±0,31	—0,12		2,20	50	19,70±0,21	—0,66		1,50

	II стернит					Общее количество									
	♂					♀					♂				
	n	M ± m	d	d_s	σ	n	M ± m	d	d_s	σ	n	M ± m	d	d_s	σ
+ + + + + +	50	17,18±0,26	0		1,90	50	39,76±0,34	0		2,40	50	34,12±0,43	0		3,10
				—2,56					—6,32					—5,62	
ru th st cu sr ca	50	14,52±0,30	—2,56		2,20	50	33,42±0,50	—6,32		3,60	50	28,50±0,46	—5,62		3,30
ru + + + + +	50	17,20±0,30	+0,02		2,10	50	40,24±0,33	+0,48		2,40	50	33,70±0,41	—0,36		2,90
				—3,48					—6,30					—7,24	
+ th st cu sr ca	25	13,68±0,52	—3,50		2,60	50	32,98±0,58	—6,78		4,00	25	27,24±0,76	—6,88		3,80
ru th st cu + +	—	—	—	—	—	25	35,32±0,80	—4,44		4,00	—	—	—	—	—
									—6,60						
+ + + + sr ca	—	—	—	—	—	25	37,60±0,94	—2,16		4,70	—	—	—	—	—
ru th st cu sr +	50	15,32±0,35	—1,86		2,50	50	35,62±0,48	—4,14		3,40	50	30,20±0,50	—3,92		3,50
				—2,32					—6,08					—5,24	
+ + + + + ca	50	16,72±0,27	—0,46		1,90	50	37,82±0,39	—1,94		2,80	50	32,80±0,39	—1,32		2,80
+ th st cu sr +	50	14,19±0,34	—3,06		2,40	50	34,76±0,54	—5,00		3,80	50	28,21±0,58	—5,91		4,20
				2,80					—5,82					—5,53	
ru + + + + ca	50	17,44±0,57	+0,26		2,60	50	38,94±0,38	—0,82		2,70	50	34,50±0,59	+0,38		4,20

Таблица 4. Подсчет стернитальных щетинок у мух 10 различных классов, полученных от вторичного скрещивания

$$♀ \frac{\text{ru th st cu sr ca}}{+ + + + + +} \times ♂ \frac{\text{ru th st cu sr ca}}{\text{ru th st cu sr ca}}$$

	II стернит					III стернит					Общее количество				
	n	M±m	d	d_s	σ	n	M±m	d	d_s	σ	n	M±m	d	d_s	σ
+ + + + + +	82	15,74±0,20			1,83	82	16,07±0,38			2,50	82	31,81±0,39			3,52
ru th st cu sr ca	100	14,65±0,22	—1,09	—1,09	2,20	100	14,68±0,21	—1,39	—1,39	2,12	100	29,33±0,39	—2,48	—2,48	3,91
ru + + + + +	100	15,87±0,19	+0,13		1,90	100	16,31±0,20	+0,24		2,04	100	32,18±0,36	+0,37		3,61
+ th st cu sr ca	69	14,35±0,23	—1,39	—1,26	1,90	69	14,80±0,29	—1,27	—1,03	2,40	69	29,15±0,43	—2,66	—2,29	3,60
ru th st cu + +	62	14,77±0,22	—0,97		1,90	62	14,60±0,34	—1,47		2,68	62	29,37±0,41	—2,44		3,29
+ + + + sr ca	60	16,16±0,33	+0,42	—0,55	2,50	60	16,10±0,33	+0,03	—1,44	2,52	60	32,26±0,45	+0,45	—1,99	3,48
ru th st cu sr +	85	15,13±0,26	—0,61		2,30	85	15,20±0,26	—0,87		2,34	85	30,33±0,47	—1,48		4,21
+ + + + + ca	94	15,44±0,20	—0,30	—0,91	1,90	94	15,76±0,22	—0,31	—1,18	2,21	94	31,20±0,37	—0,61	—2,09	3,52
+ th st cu sr +	54	14,63±0,28	—1,11		2,00	54	14,89±0,30	—1,18		2,21	54	29,52±0,45	—2,29		3,60
ru + + + + ca	55	15,33±0,30	—0,41	—1,52	2,00	55	16,22±0,30	+0,15	—1,03	2,20	55	31,55±0,48	—0,26	—2,55	3,61

разница между sr ca и ca может быть совершенно незначительна, несмотря на то что в отрезках хромосомы, представленных классом sr ca, имеется значительно больше генов, чем в отрезках, представленных классом ca.

Рассмотрение кроссоверных классов таким образом дает основание предположить наличие трех щетиночных генов в хромосоме ru th st cu sr ca. Самостоятельные ли это гены или это некоторые из сигнальных генов исследуемой хромосомы, влияющие также на число щетинок, по эффекту кроссоверных классов судить невозможно.

Более детальный анализ хромосомы удалось провести путем сопоставления действия целого ряда мелких, различно расположенных отрезков хромосомы.

Путем скрещивания кроссоверных самцов с анализаторными самками и проведения четырех обратных скрещиваний по каждой линии, происходящей от определенного кроссоверного самца, получен был ряд линий, представлявших различные отрезки исследуемой хромосомы, введенные в почти тождественные генотипы. В табл. 5 и схеме 1 представлено 46 таких линий; 47-я линия представляет нормальную хромосому, введенную в генотип линии ru th st cu sr ca. Подсчет щетинок проведен только у самок на двух стернитах. По 41-й линии просмотрено по 50 мух, по 6 линиям—по 25 мух. Контрольные мухи ru th st cu sr ca, бывшие в каждой банке, в которой выводились мухи, несущие тот или иной отрезок исследуемой хромосомы, подсчиты-

вались по каждому отрезку отдельно. Подсчитано было щетинок контрольных мух по 13 отрезкам по 50 мух и по 34 отрезкам по 25 мух. Всего 1 500 контрольных мух. Между контрольными различных отрезков реальной разницы не оказалось. Пределы изменчивости контрольных мух 32,2—34,0, а их тройных ошибок 1,9—4,2. Разница между контрольными следовательно ни в одном случае не превосходит тройной ошибки. Сопоставление линии по отрезкам с их контрольными выявило наличие реальной разницы для 37 отрезков, всех отрезков ru, ru th st, sr, sr ca и ca за исключением одного отрезка ca. Незначительной оказалась только разница между всеми 5 линиями ru th st cu, линией th st cu, двумя линиями ru th st cu sr, одной линией ca и их контрольными. Разница между нормальной линией и ее контролем (анализаторными мухами) выражается в 6,14 щетинки. Исходя из установленной таким образом силы редуцирующего действия III хромосомы ru th st cu sr ca, мы на основании разницы между каждой линией, представляющей определенный отрезок хромосомы, и контролем этих линий определяли роль отрезка хромосомы в об-

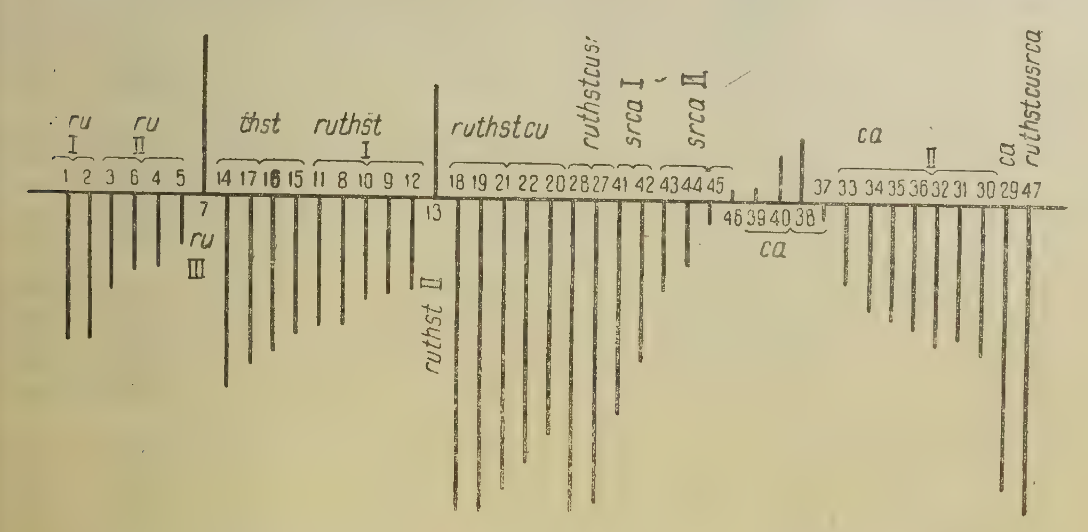


Схема 2. Линии, представляющие различные отрезки исследуемой хромосомы ru th st cu sr ca, введенные в генотип анализаторной линии

щем влиянии всей исследуемой хромосомы ru th st cu sr ca на данный признак.

На табл. 5 в графах 1—6 даны результаты статистической обработки по каждой линии. В графах 7-9 то же по контролю каждой линии. В графе 10 отмечена разница между средними каждой линии и ее контроля. В графе 11 — разница между каждой линией и единым контролем (нормальной линией). В графах 12—13 даны результаты проверочного скрещивания по линиям, обнаруживающим реальное изменение в действии отрезков хромосомы по мере их удлинения. Проверены были линии №№ 2, 5, 7, 8, 9, 13, 21, 29, 32, 37, 40, 41, 43, 46 путем повторного скрещивания самцов из этих линий с самками $\frac{\text{ru th st cu sr ca}}{\text{ru th st cu sr ca}}$.

Все эти линии кроме линии ru th st (№ 8 и 9) дали почти тот же эфект, что в первом скрещивании.

Только ru th st № 8 и № 9 во втором скрещивании обнаружили значительное увеличение их редуцирующего действия 2,56→4,18; 1,92→3,38.

№	Фенотип	Исследуемый отрезок: № культуры	Колич. мух	M ± m	σ	Контр. лин. (анализатор): Колич. мух	M ± m	σ
1	ru	141, 142, 143	50	37,10 ± 0,49	3,4	25	34,00 ± 0,44	2,2
2	»	147, 148, 149	50	37,00 ± 0,50	3,4	25	33,76 ± 0,78	3,9
3	»	159, 160	50	38,34 ± 0,64	4,5	25	34,00 ± 0,66	3,3
4	»	144, 145, 146	50	38,64 ± 0,58	4,1	50	33,94 ± 0,53	3,9
5	»	150, 151, 152	50	38,66 ± 0,49	3,4	25	33,40 ± 1,06	5,3
6	»	138, 139, 140	25	38,68 ± 0,70	3,6	25	34,00 ± 0,52	2,6
7	»	156, 157, 158	50	41,58 ± 0,49	3,5	25	32,20 ± 0,78	3,9
8	ru th st	10, 11, 12	50	36,58 ± 0,48	3,4	25	33,00 ± 0,46	2,3
9	»	124, 125, 126	50	36,58 ± 0,60	4,2	25	32,36 ± 0,60	3,0
10	»	34, 35, 36	25	37,28 ± 0,68	3,4	25	33,16 ± 0,54	2,7
11	»	25, 26, 27	50	37,58 ± 0,49	3,4	25	34,00 ± 0,66	3,3
12	»	28, 29, 30	50	38,08 ± 0,59	4,1	50	33,72 ± 0,45	3,1
13	th st	31, 32, 33	50	40,74 ± 0,45	3,2	25	32,28 ± 0,56	2,8
14	»	19, 20, 21	50	36,14 ± 0,45	3,1	50	33,85 ± 0,46	3,2
15	»	16, 17, 18	50	36,54 ± 0,47	3,3	25	33,00 ± 0,56	2,8
16	»	22, 23, 24	50	36,54 ± 0,54	3,8	25	33,44 ± 0,80	4,0
17	»	13, 14, 15	50	36,62 ± 0,49	3,4	25	33,80 ± 0,66	3,3
18	ru th st cu	37, 38, 39	25	32,72 ± 0,81	4,2	25	33,16 ± 0,50	2,6
19	»	115, 116, 117	50	33,54 ± 0,54	3,8	50	33,90 ± 0,50	3,6
20	»	40, 41, 42	25	33,68 ± 0,74	3,7	25	32,36 ± 0,66	3,3
21	»	112, 113, 114	50	33,94 ± 0,36	2,6	25	33,56 ± 0,60	3,0
22	»	109, 110, 111	50	33,98 ± 0,49	3,5	50	33,08 ± 0,42	3,0
23	th st cu	1, 2	25	34,60 ± 0,65	3,3	50	33,44 ± 0,47	3,3
24	sr	16, 17, 18	50	36,62 ± 0,40	2,9	25	33,00 ± 0,56	2,8
25	»	43, 44, 45	50	38,20 ± 0,55	3,9	50	33,10 ± 0,43	3,7
26	»	129, 130, 131	50	38,88 ± 0,48	3,3	25	34,00 ± 0,72	3,6
27	ru th st cu sr	121, 122, 123	50	33,26 ± 0,48	3,3	50	32,98 ± 0,48	3,3
28	»	127, 128	50	33,60 ± 0,42	2,9	50	33,90 ± 0,46	3,2
29	ca	84, 85, 86	50	33,76 ± 0,48	3,4	25	33,16 ± 0,85	4,3
30	»	68, 69, 70, 71	50	35,34 ± 0,48	3,4	25	33,24 ± 0,85	4,3
31	»	104	25	36,94 ∓ 0,54	2,7	25	33,40 ± 0,54	2,7
32	»	78, 79, 80	50	35,64 ± 0,47	3,3	25	32,16 ± 0,64	3,2
33	»	93, 94, 95	50	37,20 ± 0,54	3,8	50	32,58 ± 0,49	3,4
34	»	90, 91, 92	50	37,44 ± 0,42	3,0	25	33,36 ± 0,69	3,4
35	»	75, 76, 77	50	37,40 ± 0,42	3,0	25	33,48 ± 0,74	3,7
36	»	87, 88, 89	50	37,74 ± 0,54	3,8	50	34,00 ± 0,50	3,6
37	»	106, 107, 108	50	39,34 ± 0,75	5,3	25	33,44 ± 0,46	2,3
38	»	72, 73, 74	50	39,66 ± 0,58	4,0	25	32,20 ± 0,45	2,3
39	»	81, 82, 83	25	39,80 ± 0,65	3,3	25	33,48 ± 0,94	4,7
40	»	103, 105	50	40,60 ± 0,45	3,2	25	33,48 ± 0,61	3,1
41	sr ca	62, 63, 64	50	34,96 ± 0,59	4,2	25	33,00 ± 0,57	2,8
42	»	59, 60, 61	50	36,02 ± 0,49	3,5	50	32,98 ± 0,80	4,0
43	»	65, 66, 67	50	37,72 ± 0,50	3,6	25	33,32 ± 0,72	3,6
44	»	52, 53, 54	50	38,44 ± 0,40	2,8	25	33,28 ± 0,74	3,7
45	»	49, 50, 51	50	38,48 ± 0,68	4,8	25	32,56 ± 0,56	2,8
46	»	56, 57, 58	50	39,60 ± 0,58	4,0	50	33,16 ± 0,40	2,8
47	»	36, 44	50	39,02 ± 0,40	2,9	25	32,88 ± 0,60	3,0

ru th st cu sr ca, введенные в единый генотип анализаторной линии

d		Проверочное скрещивание							
Между отрезком и		Исследуемый отрезок			Колич. мух	Контрольная линия		d	
контролем	норм. линией	Колич. мух	M ± m	σ		M ± m	σ	Между отрезк. и контролем	норм. лин.
+ 3,10	−3,04	80	36,44 ± 0,28	2,5	47	33,70 ± 0,48	3,4	+ 2,74	− 3,40
+ 3,24	−2,90								
+ 4,34	−1,80								
+ 4,70	−1,44								
+ 5,26	−0,88	51	33,29 ± 0,37	2,6	32	33,00 ± 0,44	2,5	+ 5,29	− 0,85
+ 4,68	−1,46								
+ 9,38	+3,24	55	41,47 ± 0,36	2,7	31	32,77 ± 0,48	2,7	+ 8,70	+ 2,56
+ 3,58	−2,56	85	35,86 ± 0,36	3,3	46	33,90 ± 0,60	4,2	+ 1,96	− 4,18
− 4,22	−1,92	71	36,18 ± 0,50	4,3	31	33,42 ± 0,52	2,9	+ 2,76	− 3,38
+ 4,12	−2,02								
+ 3,58	−2,56								
+ 4,36	−1,78								
+ 8,46	+2,32	53	41,58 ± 0,56	4,1	33	34,0 ± 0,59	3,5	+ 7,58	+ 1,44
+ 2,28	−3,86								
+ 3,54	−2,60								
+ 3,10	−3,04								
+ 2,82	−3,32								
− 0,44	−6,58								
− 0,36	−6,50								
+ 1,32	−4,82								
+ 0,42	−5,72	34	33,56 ± 0,60	3,5	28	32,68 ± 0,51	2,7	+ 0,88	− 5,26
+ 0,90	−5,24								
+ 1,16	−4,98								
+ 3,62	−2,52								
+ 5,10	−1,04								
+ 4,88	−1,26								
+ 0,28	−5.86								
− 0,30	−6,44								
+ 0,60	−5,54	63	34,83 ± 0,38	3,0	24	33,90 ± 0,60	3,0	+ 0,93	− 5,21
+ 3,10	−3,04								
+ 3,54	−2,60								
+ 3,48	−2,66	62	36,62 ± 0,34	2,9	53	32,40 ± 0,44	3,1	+ 4,22	− 1,92
+ 4.62	−1,52								
+ 4,08	−2,06								
+ 3,92	−2,22								
+ 3,74	−2,40								
+ 5,90	−0,24	49	38,43 ± 0,46	3,2	39	33,00 ± 0,35	2,2	+ 5,43	− 0,71
+ 7 46	+1,32								
+ 6,32	+0,18								
+ 7,12	+0,98	56	40,40 ± 0,47	3.5	30	33,60 ± 0,60	3,3	+ 6,80	+ 0,66
+ 1,96	−4,18	42	35,40 ± 0,43	2,8	34	33,10 ± 0,46	2,7	+ 2,30	− 3,84
+ 3,04	−3,10								
+ 4,40	−1,74	53	36,90 ± 0,44	3,6	43	32,19 ± 0,56	3,7	+ 4,71	− 1,43
+ 5,16	−0,98								
+ 5,92	−0,22								
+ 6,44	+0,30	66	39,10 ± 0,43	3,5	66	32,59 ± 0,43	3,5	+ 6,51	− 0,37
+ 6,14	—								

Результаты повторного скрещивания дают следовательно основание считать, что существующая между различными линиями реальная разница в средних количествах щетинок действительно свидетельствует о разнице в наборах генов этих отрезков.

Фенотипически одинаковые линии, у которых разница между средними количествами щетинок нереальна, мы соединили в группы, предполагая, что эта разница не генотипическая. Путем сопоставления полученных групп проведен анализ существующих между ними различий и возможных в связи с этим гипотез относительно распределения генов, влияющих на количество щетинок, в пределах каждого участка хромосомы.

Рассмотрим результаты подсчета щетинок по этим линиям. Среди линии ru намечаются три типа. Они представлены на табл. 6. Линия № 7, дающая +3,24, значительно отличается от всех остальных линий. Линия № 1, дающая редукцию в 3,04 щетинки, и линия № 5, дающая редукцию в 0,88 щетинки, реально отличаются между собой. К линии № 1 близко примыкает линия № 2, дающая несколько меньшую редукцию (2,90), но по среднему количеству щетинок почти не отличающаяся от нее (№ 1—37,10; № 2—37,00).

К линии № 5 примыкают линии № 3, № 4 и № 6. Эти линии дали несколько бо́льшую редукцию, чем линия № 5 (№ 5—0,88 № 4—1,44, № 6—1,46, № 3—1,80), но по средним своим все эти четыре линии одинаковы (38,64, 38,66, 38,68, 38,34). Разница в показателях их редукционного действия объясняется небольшой вариацией их контрольных линий. Таким образом выявляются три группы отрезков, отличающихся по своему влиянию на данный признак, следовательно и по своим наборам генов, определяющим признак. Если считать, что одна из этих групп представляет отрезки хромосомы, в которых кроме гена ru, который может и сам влиять на количество щетинок, больше нет ни одного гена, обусловливающего проявление этого признака, остается заключить, что на участке между ru и th имеются во всяком случае минимум два гена, которые помимо возможного действия генов ru и th влияют на число стернитальных щетинок.

Линии ru th st и th st представлены в табл. 7. Отрезок ru th st № 13 значительно отличается от всех остальных отрезков ru th st и th st. Между всеми остальными отрезками ru th st и th st разница нереальная. Это дает основание для суждения о двух типах отрезков ru th st: первый, к которому должна быть отнесена единственная линия ru th st, дающая +2,32, и второй, к которому относятся все остальные линии ru th st, дающие различные степени редукции. Линии th st примыкают ко второму типу линии ru th st, дающих редукцию количества щетинок. Они, правда, дают несколько бо́льшую редукцию, чем ru th st; линии th st дают —2,60, —3,04, —3,32, —3,86, а линии ru th st обнаруживают редукцию—1,78, —1,92, —2,02, —2,56. Не исключена возможность того, что в линиях th st представлен более длинный участок исследуемой хромосомы, чем в рассмотренных линиях ru th st, и что в них отражено действие еще одного гена, редуцирующего число щетинок. Мы все же допускаем, что более сильная редукция числа щетинок в линиях th st вызвана отсутствием у этих мух участка с геном ru, дающего усиление признака, и поэтому не выделяем их в особую группу. Эфект одного из типов ru th st может быть целиком приписан действию генов, находящихся левее st, а также влиянию самого гена st, но наличие двух типов линии ru th st, резко отличающихся по количеству щетинок, возможно только в том случае, если по крайней мере один щетиночный ген находится правее гена st.

Линии ru th st cu, как это видно из табл. 8, между собой реально не отличаются, но зато все они значительно отличаются от всех отрезков ru th st. Это побуждает нас считать, что отрезки ru th st cu обладают еще по крайней мере одним щетиночным геном кроме отмеченных нами по отрезкам ru th st.

Линии са представлены в табл. 9. Среди них намечаются три типа линии, реально отличающихся один от другого. К первому относится линия № 29, дающая редукцию в 5,54 щетинки; ко второму — линии №№ 30, 31, 32, 33, 34, 35, 36, дающие редукцию от 1,52 до 3,04 щетинки (табл. 9) и к третьему—линии №№ 39, 40, дающие увеличение числа щетинок на 0,98 и 1,32. Между линиями № 37, дающей редукцию 0,24 щетинки, и № 38, дающей увеличение на 0,18 щетинки, и двумя упомянутыми линиями, дающими увеличение количества щетинок на 0,98 и 1,32, нет реальной разницы. Правда, нет реальной разницы между этими двумя линиями (№№ 37, 39) и некоторыми линиями второго типа, но линии № 37 и № 39 ближе к третьему типу (№№ 38, 40). Данные по линиям са дают основание считать, что мы имеем здесь дело по крайней мере с тремя наборами генов, влияющих на количество стернитальных щетинок. Если предположить, что один из установленных нами трех типов линии са отражает только действие самого гена са на число щетинок, на участке между са и sr остается минимум два гена, которые помимо возможного действия гена са влияют на данный признак.

Среди линии sr ca, как это видно из табл. 10, можно наметить две группы линий, реально отличающихся между собой: к 1-й группе относятся линии №№ 41, 42, дающие редукцию 4,18 и 3,10 щетинки. Ко 2-й группе линии №№ 44, 45, 46, дающие—0,98,—0,22,+0,30. Линия № 43, дающая редукцию 1,74 щетинки, не обнаруживает реального отличия ни от одной из линии 2-й группы, но нет реальной разницы между этой линией (№ 43) и линией № 42 из 1-й группы. Однако линия № 43 значительно ближе к линии № 44 из 2-й группы, чем к линии № 42 из 1-й группы. Проверочным скрещиванием, показавшим небольшое снижение редукционного действия по линии № 43, это подтверждается. Мы считаем возможным заключить, что рассмотренные линии sr ca представляют минимум два набора генов, влияющих на количество стернитальных щетинок. И здесь, как в случае ru th st, мы полагаем, что эфект одной из групп sr ca может быть приписан действию генов, находящихся правее sr, а также влиянию самого гена sr, но наличие двух групп sr ca, резко отличающихся по количеству щетинок, мыслимо только в том случае, если по крайней мере один щетиночный ген находится левее гена sr. Возможно, что этот же ген проявляется в рассмотренных нами отрезках ru th st cu.

Таким образом проведенный анализ показывает, что в исследуемой III хромосоме ru th st cu sr ca имеется не меньше 6 генов, помимо возможного действия самих сигналей, влияющих на количество стернитальных щетинок: между ru и th—два гена; между st и cu—один ген; между cu и sr—один ген; между sr и ca—два гена.

РАСПОЛОЖЕНИЕ ГЕНОВ В ХРОМОСОМЕ

Вопрос о расположении генов в пределах каждого участка хромосомы требует специального исследования. Оно может быть проведено путем последовательного отрыва отдельных частей хромосомы и параллельного цитологического и генетического анализа остающейся

Таблица 6. Линии, представляющие различные отрезки III хромосомы, маркированные геном ru

Группа	Линия	Основное скрещивание			Проверочное скрещивание		
		n	M ± m	d	n	M ± m	d
I	1	50	37,10 ± 0,49	— 3,04	80	36,44 ± 0,28	— 3,40
I	2	50	37,00 ± 0,50	— 2,90			
II	3	50	38,34 ± 0,64	— 1,80			
II	4	50	38,64 ± 0,58	— 1,44			
II	5	50	38,66 ± 0,49	— 0,88	51	38,29 ± 0,37	— 0,85
II	6	25	38,68 ± 0,70	— 1,46			
III	7	50	41,58 ± 0,49	+ 3,24	55	41,47 ± 0,36	+ 2,56

Таблица 7. Линии, представляющие различные отрезки хромосомы, маркированные генами ru th st и th st

Отрезок	Группа	Линия	Основное скрещивание			Проверочное скрещивание		
			n	M ± m	d	n	M ± m	d
ru th st	I	8	50	36,58 ± 0,48	— 2,56	85	35,86 ± 0,36	— 4,18
	I	9	50	36,58 ± 0,60	— 1,92	71	36,18 ± 0,50	— 3,38
	I	10	25	37,28 ± 0,68	— 2,02			
	I	11	50	37,58 ± 0,49	— 2,56			
	I	12	50	38,08 ± 0,59	— 1,78			
	II	13	50	40,74 ± 0,45	+ 2,32	53	41,58 ± 0,56	— 1,44
th st	I a	14	50	36,14 ± 0,45	— 3,86			
	I a	15	50	36,54 ± 0,47	— 2,60			
	I a	16	50	36,54 + 0,54	— 3,04			
	I a	17	50	36,62 ± 0,49	— 3,32			

Таблица 8. Линии, представляющие различные отрезки хромосомы, маркированные генами ru th st cu

Группа	Линия	Основное скрещивание			Проверочное скрещивание		
		n	M ± m	d	n	M ± m	d
I	18	25	32,72 ± 0,81	— 6,58			
I	19	50	33,54 ± 0,54	— 6,50			
I	20	25	33,68 ± 0,74	— 4,82			
I	21	50	33,94 ± 0,36	— 5,72	34	33,56 ± 0,60	— 5,26
I	22	50	33,98 ± 0,49	— 5,24			

Таблица 9. Линии, представляющие различные отрезки III хромосомы, маркированные геном ca

Группа	Линия	Основное скрещивание n	M ± m	d	Проверочное скрещивание n	M ± m	d
I	29	50	33,76 ± 0,48	−5,54	63	34,83 ± 0,38	−5,21
II	30	50	35,34 ± 0,48	−3,04			
II	31	25	36,94 ± 0,54	−2,60			
II	32	50	35,64 ± 0,47	−2,66	62	36,62 ± 0,34	−1,92
II	33	50	37,20 ± 0,54	−1,52			
II	34	50	37,44 ± 0,42	−2,06			
II	35	50	37,40 ± 0,42	−2,22			
II	36	50	37,74 ± 0,54	−2,40			
III	37	50	39,34 ± 0,76	−0,24	49	38,43 ± 0,46	−0,71
III	38	50	39,80 ± 0,65	+0,18			
III	39	50	39,66 ± 0,58	+1,32			
III	40	50	40,60 ± 0,45	+0,98	56	40,40 ± 0,47	+0,66

Таблица 10. Линии, представляющие различные отрезки III хромосомы, маркированные генами sr ca

Линия	Основное скрещивание n	M ± m	d	Проверочное скрещивание n	M ± m	d
41	50	34,96 ± 0,59	−4,18	42	35,40 ± 0,43	−3,84
42	50	36,02 ± 0,49	−3,10			
43	50	37,72 ± 0,50	−1,74	53	35,90 ± 0,44	−1,43
44	50	38,44 ± 0,40	−0,98			
45	50	38,48 ± 0,68	−0,22			
46	50	39,60 ± 0,58	+0,30	66	39,10 ± 0,43	+0,37

части исследуемой хромосомы. Можно также путем последовательного уменьшения исследуемого отрезка хромосомы при помощи кроссинговера в пределах отрезка диференцировать действие отдельных генов и таким образом определить последовательность их расположения. При установлении определенной последовательности расположения генов в хромосоме возможна и локализация отдельных генов в хромосоме в связи с тем, что частота линии различных типов, полученных от произвольно взятого ряда кроссоверных самцов, дает представление о расстоянии между отдельными генами.

Мы не имеем пока достаточно данных для точной локализации генов в пределах участков хромосомы, но мы можем на основании имеющихся у нас линий, представляющих различные отрезки хромосомы, наметить ряд возможных гипотез расположения этих генов в хромосоме. Нами были составлены различные варианты расположения генов, влияющих на число стернитальных щетинок на основе допу-

ru thst cu sr ca

−0,88	+4,12	−6,28
−0,88	−2,16	+6,28
−3,04	+6,28	−4,12
−3,04	+2,16	+4,12
+3,24	−4,12	−2,16
+3,24	−6,28	+2,16

Схема 3. Различные варианты распределения генов на участке ru—th

щения простого суммирования действия генов. Сила действия каждого предполагаемого гена при этом устанавливалась путем сопоставления различных групп линии при различных наборах генов, определяющих эти группы. Например, если по первому участку хромосомы имеются 3 группы линии, мы допускаем, что каждая из этих групп может определяться первым щетиночным геном от конца хромосомы. Сила действия первого гена от конца хромосомы соответственно обозначается разницей между *M* по отдельной группе и *M* по нормальным мухам. Сила действия следующих генов обозначается разницей между *M* первой группы и *M* остальных групп при различной последовательности их сопоставления.

По участку между ru и th при наличии 3 локусов, влияющих на число щетинок, таким образом возможны представленные в схеме шесть вариантов последовательного расположения генов, по каждому из которых мыслимо получение имеющихся у нас линий. На основе предположения о наличии минимум трех генов, влияющих на стернитальные щетинки, на участке между ca и sr, по этому участку тоже составлено шесть вариантов расположения генов, соответствующих представленным в нашем материале различным отрезкам

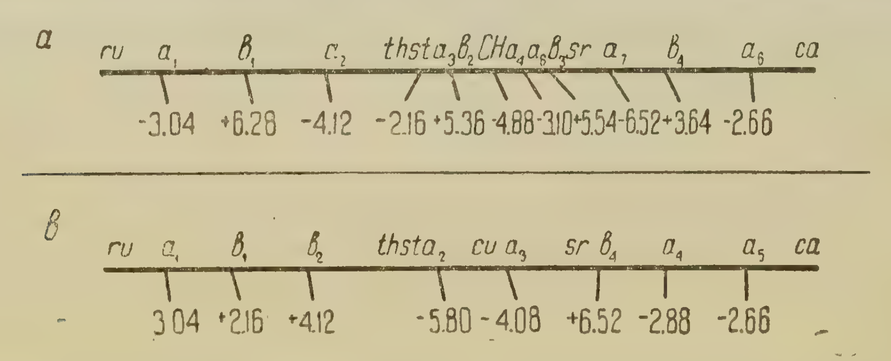


Схема 4. Расположение генов, влияющих на стернит щетинки, в III хр. Dr. mel.

хромосомы, маркированным геном ca. Для определения возможных вариантов расположения генов вправо от st и влево от sr соответственно сопоставлены были эфекты различных групп ru th sr и sr ca с эфектами полных наборов генов, представленных по линиям ru и ca в различных вариантах. Из всех возможных сводных вариантов расположения генов по всей хромосоме, какие могут быть составлены на основе допущенных нами гипотез по отдельным участкам, рассмотрим два варианта,

По первому (схема 4, *a*) общее число локусов, влияющих на число щетинок, равно одиннадцати и скрытый генный баланс хромосомы в отношении данного признака, представляющий в сравнении с другими вариантами, возможными при наших данных, наибольший размах для изменения признака, примерно таков:

$a_1 \to -3{,}04$	$b_1 \to +6{,}28$
$a_2 \to -4{,}12$	$b_2 \to +5{,}36$
$a_3 \to -2{,}16$	$b_3 \to +5{,}54$
$a_4 \to -4{,}88$	$b_4 \to +3{,}64$
$a_5 \to -3{,}10$	$+20{,}82$
$a_6 \to -2{,}66$	
$a_7 \to -6{,}52$	
$-26{,}48$	

По второму варианту (схема 4, *b*) общее число локусов, влияющих на данный признак, равно восьми и генный баланс хромосомы дает наименьший размах для изменений признака. Он представляется таким:

$$\begin{array}{ll} a_1 \to -3{,}04 & b_1 \to +2{,}16 \\ a_2 \to -5{,}80 & b_2 \to +4{,}12 \\ a_3 \to -4{,}08 & b_3 \to +6{,}52 \\ a_4 \to -2{,}88 & \overline{+12{,}80} \\ a_5 \to -2{,}66 & \\ \overline{-18{,}46} & \end{array}$$

Эти схемы дают некоторое представление о ресурсах хромосомы. Повидимому в хромосоме имеется большое число генов, влияющих на данный признак. То, что мы рассматриваем здесь как определенный ген, может быть в действительности представляет собой целую группу более мелких генов или равнодействующую более сильных, но противоположно направленных генов. Возможно, что сами сигнальные гены, маркирующие исследуемую нами хромосому, влияют на стернитальные щетинки, и в отдельных случаях эффект просмотренных нами линий являлся результатом сочетания действия сигнального гена с действием рядом с ним находящегося другого гена. Однако ни один из этих вариантов не дает основания для снижения установленного нами минимума в шесть генов, которые помимо возможного действия сигналей влияют на количество щетинок. И даже в пределах этого минимума нам представляется, что ресурсы хромосомы в отношении данного признака огромны. Каждый из определяемых нами генов обладает значительной силой действия от 5 до 15% появления признака у нормальных мух. Эффект этих генов не чувствителен вследствие того, что действие их противоположно направлено и более или менее взаимно уравновешивается в хромосоме. Действительные возможности хромосомы в отношении того или иного признака определяются однако не видимым эффектом влияния всей хромосомы на данный признак, а ее скрытым генным балансом.

О ВЗАИМОДЕЙСТВИИ ИССЛЕДОВАННЫХ ГЕНОВ

Для рассмотрения вопроса о том, как в данном случае комбинировалось действие различных генов, влияющих на количество щетинок, нами было использовано скрещивание:

$$♀\frac{ru\ th\ st\ cu\ sr\ ca}{+\ +\ +\ +\ +\ +} \times ♂\frac{ru\ th\ st\ cu\ sr\ ca}{ru\ th\ st\ cu\ sr\ ca}$$

Различные классы мух, полученных от этого скрещивания, отличаются в среднем только структурой одной из III хромосом. Все остальные хромосомы у всех мух, кроссоверных и некроссоверных по сигнальным генам, в среднем одинаковы. Точно так же мы имеем основание считать, что в среднем каждая пара дополнительных кроссоверных классов дает пару отрезков хромосомы, которые по общей длине своей и общему набору генов, находящихся в них, статистически равны одной и той же III хромосоме. Как это представлено в схеме 5, каждая пара соответствующих друг другу кроссоверных классов, полученных от этого скрещивания, представляет два ряда взаимно дополняющих друг друга отрезков исследуемой хромосомы. Поэ-

тому сопоставление суммарного эфекта каждой пары взаимно соответствующих классов с эфектом некроссоверного класса $\frac{ru\ th\ st\ cu\ sr\ ca}{ru\ th\ st\ cu\ sr\ ca}$ должно показать, как сочетается в исследуемой хромосоме действие различных наборов генов, влияющих на количество щетинок.

В табл. 3 в графе d_s представлен суммарный эфект по каждой паре дополнительных классов. Из таблицы видно, что разница между влиянием всей хромосомы и суммарным действием составляющих ее отрезков весьма незначительная во всех 4 случаях у самок и в 2 случаях у самцов. В 3-м случае у самцов по классам ru и th st cu sr ca разница более значительная, но все же нереальная.

Для более тщательной проверки спустя пять месяцев еще раз поставлено было скрещивание $\frac{ru\ th\ st\ cu\ sr\ ca}{+\ +\ +\ +\ +\ +} \times \frac{ru\ th\ st\ cu\ sr\ ca}{ru\ th\ st\ cu\ sr\ ca}$ и снова просчитаны были щетинки на тех же двух стернитах у самцов. Ре-

ru V V th st cu V V sr V V V ca

V th st cu V V sr V V V ca
ru V

V th st cu V V sr V V V ca
ru V

th st cu V V sr V V V ca
ru V V

V sr V V V ca
ru V V th st cu V

V V ca
ru V V th st cu V V sr V

V ca
ru V V th st cu V V sr V V

V th st cu V V sr V V
ru V V ca

cu V V sr
ru V V th st V V V ca

Схема 5. Расположение генов в дополнительных взаимно соответствующих кроссоверных хромосомах. V обозначен ген, влияющий на число стернитальных щетинок

зультаты подсчета даны в табл. 4. В графе d обозначена разница между M каждого кроссоверного класса и M некроссоверного класса $\frac{ru\ th\ st\ cu\ sr\ ca}{ru\ th\ st\ cu\ sr\ ca}$, а в графе d_s дано суммирование этой разницы по каждой паре дополнительных кроссоверных классов. Из таблицы видно, что все четыре пары дополнительных кроссоверных классов, включая и ту пару классов, которая в первом скрещивании дала у самцов разницу в 1,52 щетинки, в проверочном скрещивании дали почти пол-

ное совпадение с эфектом некроссоверного класса $\frac{ru\ th\ st\ cu\ sr\ ca}{ru\ th\ st\ cu\ sr\ ca}$ (см. гр. d_8).

Таким образом нам представляется, что мы имеем в данном случае дело с простым суммированием действия различных наборов генов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Данное исследование дает еще одно экспериментальное доказательство наличия в хромосомном комплексе обилия генов, усилителей и ослабителей, влияющих на количественные признаки. Действие этих генов может взаимно уравновешиваться (более или менее) не только на протяжении всей хромосомы, но и в пределах каждого небольшого участка. В качестве примера можно привести участок, обозначенный генами sr ca. Весьма показательно наличие отрезков sr ca, дающих эфекты — 0,98; — 0,22; + 0,30, наряду с отрезками ca, дающими — 5,54; — 3,04; — 2,66; — 2,60; — 2,40; + 1,32; + 0,98. Отсутствие какого-либо влияния на определенный признак со стороны хромосомы или участка хромосомы не говорит об обязательном отсутствии в этой хромосоме или на этом участке хромосомы генов, влияющих на данный признак. Точно так же сила проявления хромосомы или участка хромосомы в отношении определенного признака не дает никакого представления о потенциальных возможностях данной хромосомы или участка, так как она (эта сила проявления) лишь результирующая определенного генного баланса, который может быть подвергнут радикальному изменению.

Исследование более мелких отрезков хромосомы может выявить мощные факторы усиления или редукции признака. В хромосоме ru th st cu sr ca, дающей редукцию 5—6 щетинок на двух стернитах брюшка, выявлены, с одной стороны, гены, суммарно обусловливающие редукцию 15—25 щетинок на двух стернитах, а с другой—гены, усиливающие признак суммарно на 12—20 щетинок.

В отношении выявления возможностей хромосомы недостаточно показательны и средние кроссоверных классов по сигналям, казалось представляющих отдельные участки хромосомы. Эти средние могут давать нулевой эфект или незначительное влияние участка хромосомы на признак вследствие полного или частичного взаимного уравновешивания кроссоверных форм того или иного класса, представляющих отрезки хромосомы различной длины и противоположного действия. Кроссоверный класс ru показывает весьма незначительное отличие от нормальных мух (+ 0,48). Класс ca показывает небольшую редукцию (— 1,94), в то время когда в действительности на участках, представленных этими классами мух, несомненно имеются довольно сильные гены, влияющие на данный признак.

В связи с тем, что средние кроссоверных классов по сигнальным генам определяются не только мощностью и направлением действия генов, соответствующих участков, но и расстоянием между локусами этих генов, средние кроссоверных классов не всегда могут дать правильное представление о мощности целого участка. Это мыслимо только в тех случаях, когда граница между парой соответствующих друг другу кроссоверных классов проходит на участке, совершенно нейтральном в отношении данного признака. Но в нейтральности какого-нибудь участка, в отсутствии в нем генов, влияющих на определенный признак, никогда не может быть полной уверенности, пока не проведен тщательный анализ этого участка.

Наиболее правильный и рациональный метод учета ресурсов хромосомы заключается в одновременном исследовании действия различных отрезков хромосомы, не подвергаемых кроссинговеру, в совершенно одинаковых генотипах и при достаточно унифицированных внешних условиях. Чем меньше каждый исследуемый участок хромосомы, тем полнее наши представления об ее ресурсах и селекционных возможностях в отношении определенного признака.

Рассмотрение характера кооперации генов, исследованных в настоящей работе, приводит к заключению, что в данном случае мы имеем дело с простым суммированием действия отдельных групп генов.

Выводы

1. Исследование двух линий мух Dr. melanogaster, маркированных генами III хромосомы ru th st cu sr ca, и e (ebony) в отношении влияния III хромосомы на количество стернитальных щетинок выявило редуцирующее действие хромосомы ru th st cu sr ca, выражающееся в 15—16% силы проявления признака у мух ebony.

2. Исследование отдельных участков хромосомы путем сопоставления 46 линий мух, отличающихся только отрезками исследуемой хромосомы, показало наличие в хромосоме минимум шести генов, влияющих на количество стернитальных щетинок помимо возможного действия сигнальных генов.

3. Имеющиеся в хромосоме ru th st cu sr ca щетиночные гены, различные по силе и направлению их действия, расположены вперемежку и более или менее взаимно уравновешиваются не только на протяжении всей хромосомы, но и в пределах ее небольших участков.

4. Суммарный эфект щетиночных генов исследованной хромосомы, действующих в одинаковом направлении, представляет большие возможности для селекции. Однако расположение этих генов в хромосоме обусловливает трудность их выявления и комбинирования их в желательном направлении.

Считаю своим долгом выразить глубокую благодарность акад. А. С. Серебровскому за постоянное руководство моей работой и очень ценные указания по данному исследованию.

Выражаю также свою признательность М. Трофимовой за оказанную мне помощь в составлении анализаторной линии.

ЛИТЕРАТУРА

1. Warren C., Inheritance of egg size in Dr. melanogaster, Genetics, 46—69, 1924.— 2. Plunket C., The interaction of genetic and environmental factors in development, J. of experimental Zoology, Vol. 46, pp. 181—244, 1926.—3. Филипченко Ю. А., Генетика мягких пшениц.— 4. Рокицкий П. Ф., О взаимодействии генов, Журнал экспериментальной биологии, т. V, в. 3—4, 1929.— 5. Hersh A. H., The effect of different sections of the X-chromosome upon Bar eye in Dr. melanogaster, The american Naturalist, LXIII, № 687, 1929.—6. Rasmusson J., A contribution to the theory of quantitative character inheritance, Hereditas, 18, 245—261, 1933.—7. Dobzhansky Th. and Schultz J., The distribution of sex factors in the X-chromosome of Dr. melanogaster, Genetics, v. 28, 1934.—8. Bridges C. B., The origin of variation in sexual and sex limited charakters, The amer. Naturalist, 56, 1922.

THE DISTRIBUTION OF THE STERNITAL BRISTLE GENES IN THE III CHROMOSOME OF DROSOPHILA MELANOGASTER

by M. Karp

Summary

1. The investigation of two stocks of flies Drosophila melanogaster, marked by genes of the third chromosome ru th st cu sr ca and e (ebony) with regard to the effect of the third chromosome on the number of sternital bristles has revealed a reducing effect of the chromosome ru th st cu sr ca, which is expressed by 15—16% of strength in the manifestation of the character in flies ebony.

2. The investigation of separate regions of the chromosome by comparing forty-six stocks of flies, differing from one another only in sections of the chromosome considered, has shown in the latter the presence of six genes at minimum which influence the number of sternital bristles, apart from the possible action of marked genes.

3. The bristle genes, present in the chromosome ru th st cu sr ca, differ in regard to the strength and direction of their effect, being located alternately and more or less counterbalancing each other not only along the whole length of the chromosome, but within its small regions as well.

4. The latent gene balance of the chromosome examined offers the possibility to produce a considerable change in the degree of manifestation of the character.

The investigation of the chromosome resources concerning the quantitative character becomes greatly complicated by the fact that frequently inhancers and suppressors, more or less counterbalancing one another, may be located at a very close distance. Hence, nothing but a successive analysis of separate small segments of the chromosome can give a clear idea as to the balance of the latter.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XV 1936 г. ВЫП. 1

О ПОЯВЛЕНИИ ПОД ВЛИЯНИЕМ ЛУЧЕЙ РЕНТГЕНА НАСЛЕДСТВЕННЫХ ИЗМЕНЕНИЙ С УЗКО ОГРАНИЧЕННЫМ ПОЛЕМ ДЕЙСТВИЯ

П. Ф. Рокицкий

Сектор генетики и селекции Всесоюзного института животноводства

ВВЕДЕНИЕ

Соображения, побудившие провести данную работу, вытекли из изучения проблемы так называемой рентгеноселекции, т. е. селекции в линиях дрозофилы, в которых самцы подвергались освещению лучами Рентгена в каждом поколении. В первой серии опытов, проведенной в 1932 г. (Рокицкий, 1933), мы не получили ожидаемого эфекта. Кривая отбора в рентгеновской линии была почти неотличимой от контрольной. Такой результат был для нас неожиданным, так как казалось, что, насыщая линию мутациями в каждом поколении, мы увеличиваем гетерогенность линии по отбираемому признаку, а поэтому темпы отбора должны быть выше рентгеновской линии. Во второй серии 1934 г., поставленной на значительно большем материале, эфект рентгеноселекции наблюдался, но в очень слабой степени.

Исходным заранее принятым положением при рентгеноселекции было то, что в рентгенизуемых линиях действительно возникают мутации, подхватываемые отбором. Поскольку мы имеем дело с количественным признаком, можно думать, что влияние возникающих мутаций на данный признак является очень разным по силе. Более эфективные будут более редкими мутациями, наиболее многочисленной категорией окажутся слабо действующие.

Идея о том, что чем мельче наследственные изменения, тем чаще они возникают, распространена очень широко. Такие слабые по своему фенотипическому эфекту мутации называют иногда „малыми". Баур считает, что „малые" мутации возникают у Antirrhinum majus почти у 10% потомства (Baur, 1925). Если действительно частота их так велика, они должны являться богатым материалом для селекции, так как для обнаружения крупных мутаций нужен очень большой и практически трудно осуществимый масштаб опытов по отбору. Многие селекционеры как раз подчеркивают значение малых мутаций (М. Ф. Иванов).

Естественно думать, что в опытах по рентгеноселекции ускорение отбора в рентгеновских линиях сравнительно с контрольными должно итти главным образом за счет мелких изменений. Отсутствие ускорения или очень незначительная его величина поставила нас перед проблемой частоты малых мутаций и влияния на них лучей Рентгена.

Какова частота малых мутаций сравнительно с большими: видимыми и летальными, с которыми обычно мы работаем? Увеличивают ли лучи Рентгена частоту малых мутаций так же, как например леталей? Чтобы получить известную ориентацию в этой проблеме, были поставлены излагаемые ниже опыты, в которых производился учет различных по степени щетинковых изменений вплоть до таких слабых, которые отражаются только на немногих щетинках или проявляются в очень малом проценте случаев.

МАТЕРИАЛ И МЕТОД АНАЛИЗА

Учитываемыми признаками были изменения в отдельных щетинках на голове и груди дрозофилы (Drosophila melanogaster). Известно, что в ряде нормальных линий наблюдаются редукция и прибавление отдельных щетинок, встречающиеся у известного процента особей

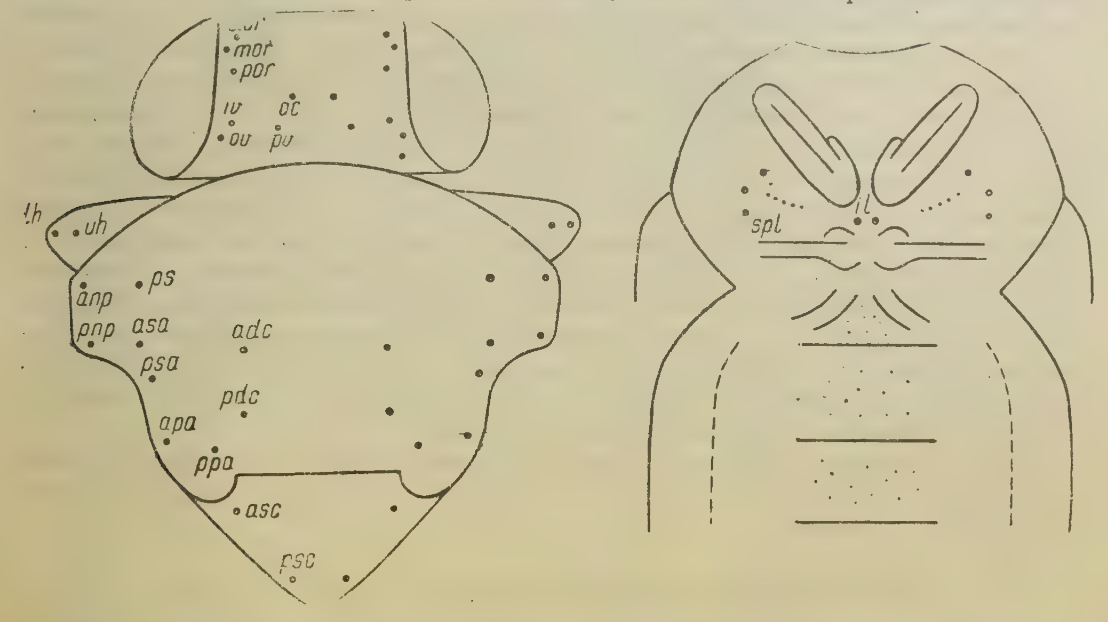


Рис. 1. Расположение щетинок, изменения в которых учитывались при анализе

культуры. Существуют гены, вызывающие редукции и прибавления щетинок в определенном поле (Рокицкий, 1929/30). Обычно в большинстве точек такого поля наблюдаются не стопроцентная редукция или прибавление, а лишь частичные.

Поля действия некоторых генов бывают очень узкими, охватывающими всего 1—2 точки. Мы можем их тогда назвать генами или модификаторами с узкоограниченным полем действия. Такой эфект гена, который сводится к чрезвычайно малой (по проценту) редукции в очень малом поле, например всего одной щетинки, действительно может быть назван „малым" (если даже не мельчайшим). Это не значит, что под „малыми мутациями" мы понимаем только мутации генов с малым полем действия. По самому значению термина речь идет о слабой степени фенотипического эфекта мутантного гена. Но в нашем анализе мы могли охватить мутации, влияющие на признак с самой разной степенью силы, вплоть до поля в одну щетинку. Мутации, затрагивающие одну щетинку, едва ли кто-либо решится назвать большими.

Под учетом были 22 точки на каждой стороне мухи, из них 21—отдельные щетинки и 1 группа стерноплевральных щетинок (рис. 1).

В последнем случае конечно мы имеем дело с изменчивостью обыкновенного количественного признака.

Для анализа была взята линия $\frac{ClB}{w^e bb^e}$.

Анализ велся как обычно по F_2, при этом подсчитывались не только ♂♂, но и ♀♀, которые были таким образом вторым контролем. Так как учитывались самостоятельно правая и левая стороны, (т. е. особью была полумуха), число культур F_2 (и значит анализируемых хромосом) тем самым удваивается при окончательном суммировании результатов. В силу чрезвычайной скрупулезности подсчета материала (44 точки на одной особи) мы ограничились просмотром в первой серии 31 культуры F_2 рентгеновской группы и 37 культур контрольной, и во второй 105 рентгеновских и 85 контрольных, итого 136 рентгеновских и 122 контрольных.

Так как надо было учитывать очень тонкие колебания в признаках, скрещивания ставились таким образом, чтобы обеспечить однородность исходного материала рентгеновской и контрольной групп.

В 10 пробирок были посажены самки ClB по 5 особей в каждую. Туда подсаживались самцы $w^e bb^e$ также по 5 экземпляров. Черев 3 дня самцы высаживались из контрольных культур и рентгенизовались. Примененная доза была 3000 „r“ [1]. Облученные самцы подсаживались в новые 10 пробирок, в которых также находилось по 5 самок Bar. Из F_1 выбирались самки Bar и скрещивались со своими братьями. Нумерация культур рентгеновской серии (R) соответствовала нумерации контрольных (+): в тех и других были применены одни и те же самцы, только они были до и после облучения. Это позволяет в случае надобности разбить полученные культуры F_2 на группы соответственно исходным родительским культурам.

По отсутствию самцов F_2 можно было судить о появлении леталя. Учитывались только достаточно очевидные летальные отношения без дальнейшего анализа.

ОБЩАЯ КАРТИНА ИЗМЕНЧИВОСТИ ПО ВСЕМ ТОЧКАМ

Громадное большинство культур F_2 как контрольной, так и рентгеновской группы (обозначаемых соответственно знаками + и R) дали известные уклонения от нормы, выражавшиеся в редукции или удвоении щетинок у отдельных особей культуры.

Табл. 1 иллюстрирует общие результаты обработки двух типичных культур F_2, одной рентгеновской и другой контрольной. Затронутость большинства щетинок сравнительно мала, главным образом ниже 10%. Только щетинка asc дает во многих культурах значительное прибавление.

Поскольку во всем материале наблюдается изменчивость, для сравнения рентгеновской и контрольной групп можно просуммировать число отклонений от нормы по всем точкам (кроме точек с группами стерноплевральных щетинок) и по всем исследованным хромосомам. Мы получаем как бы число хромосомоточек. Табл. 2 дает эти цифры для первой серии. Мы видим, что по самцам разницы между рентгеном и контролем нет, т. е. что в половой хромосоме никаких мутаций с узкоограниченным полем действия не получено, хотя в то же время возникло 3 леталя. Но к большому нашему удивлению

[1] Рентгенизация проводилась в рентгеновском кабинете МБИ и рентгеновском кабинете Института животноводства.

оказывается реальной разница у самок, что не вытекает из схемы скрещиваний. Во второй серии (табл. 3) разница между рентгеном и контролем нереальна. При объединении обеих серий разница оказывается нереальной как по самкам, так и по самцам (табл. 4).

Таким образом по проценту отклонений мы не в состоянии констатировать возникновение редуцирующих или прибавляющих щетинки мутаций. Этот факт можно сопоставить с появлением в рентгеновской серии 9 леталей.

Таблица 1. Результаты обработки двух типичных культур: № 1009 из контроля и № 804 из рентгеновской группы

Щетинки	M правой стороны	M левой стороны	M правой стороны	M левой стороны	M правой стороны	M левой стороны	M правой стороны	M левой стороны
aor								
mor								
por								
oc								
pv								
iv								
ov								
ah								
eh								
anp								0,92
pnp								
ps								
asa								
psa								
apa				1,06				
ppa		1,07	1,06				1,06	
adc								
pdc	0,94	0,94						
asc	1,31	1,06	1,11	1,06			1,08	1,08
psc								
spl	8,4	8,9	9,0	8,3	8,3	8,5	7,7	7,4
il								
Число особей	16		18		17		13	
Пол	♀♀		♂♂		♀♀		♂♂	
№	1 009 +				804R			

Таблица 2. Процент отклонений в первой серии (при суммировании всех отдельных точек)

Пол	Группа	Фактическое число хромосомоточек		% отклоняющихся хромосомоточек	Получено леталей
		нормальное	с отклонением		
♀♀	R	1 120	182	13,98 ± 1,0	—
	+	1 404	150	9,65 ± 0,6	—
				d = 4,33 ± 1,2	
♂♂	R	1 102	74	6,29 ± 0,6	3
	+	1 458	96	6,08 ± 0,6	0
				d = 0,11 ± 0,8	

Таблица 3. Процент отклонений во второй серии (при суммировании всех отдельных точек)

Пол	Группа	Фактическое число хромосомоточек		% отклоняющихся хромосомоточек	Получено леталей
		нормальное	с отклонением		
♀♀	R	4 093	317	7,19 ± 0,39	—
	+	3 321	249	6,97 ± 0,43	—
				d = 0,22 ± 0,58	
♂♂	R	3 985	131	3,18 ± 0,27	6
	+	3 447	123	3,45 ± 0,30	0
				d = — 0,27 ± 0,40	

Таблица 4. Процент отклонений по двум сериям вместе (при суммировании всех отдельных точек)

Пол	Группы	Фактическое число хромосомоточек		% отклоняющихся хромосомоточек	Получено леталей
		нормальное	с отклонением		
♀♀	R	5 213	499	8,74 ± 0,37	—
	+	4 725	399	7,79 ± 0,37	—
				d = 0,95 ± 0,52	
♂♂	R	5 087	205	3,87 ± 0,27	9
	+	4 905	219	4,27 ± 0,28	0
				d = — 0,40 ± 0,39	

Проценты отклонений по отдельным точкам

Хотя при суммации отклонений по всем точкам опыт и контроль реально не отличаются, можно задать вопрос, не найдутся ли отдельные точки или группы точек, по которым в рентгеновской серии процент отклонений реально выше, чем в контроле. Если превышение мало и наблюдается на небольшом числе точек, оно может оказаться замаскированным на фоне остальных точек, по которым контроль и рентген дали одинаковую картину, и реально не отразиться на суммарном проценте отклонения. На табл. 5 даны проценты отклонений по отдельным точкам для самцов. Очевидно, что колебания в проценте отклонений от точки к точке являются случайными. Из 21 точки 6 дали разницу в пользу рентгеновской группы, 10 в пользу контрольной и по 5 никакой разницы нет. Но разница всюду статистически нереальна.

В то время как по самцам опыт не отличается от контроля, по самкам в первой серии процент отклонений в опыте реально выше, чем в контроле.

Разница между опытом и контролем у самок, полученная на суммарном материале в первой серии, обязана тому, что по отдельным точкам налицо увеличение отклонений (табл. 6). Такими оказываются не все точки, а лишь некоторые. Если принять во внимание только разницу свыше 3% и нанести ее на рисунок дрозофилы, мы получаем определенное поле. Оно изображено на рис. 2. Числовые показатели при точках дают разницу в процентах отклонений между рентгеном и опытом.

Поскольку нет никакой разницы между самцами опытной и контрольной групп, мы не имеем оснований предполагать в полученной нами по самкам разнице влияние лучей Рентгена. Можно прежде всего предположить, что некоторые из самок Bar, взятых для скрещивания с нерентгенизованными самцами, немного отличались по своему „щетинковому“ генотипу, в частности имели какие-то модификаторы с полем действия, подобным полученному.

Известный свет на это обстоятельство может пролить сравнительный анализ самок E_2 по группам исходных культур P. Первое впечатление, что большинство культур, давших значительную изменчивость самок рентгеновской группы, происходит от № 7 P. Изменчивость здесь затрагивает как раз те же щетинки: aor, mor, pv, ov, lh, apa.

Подсчет отклоняющихся хромосоточек, имея в виду только указанные на рисунке в поле, дает табл. 7.

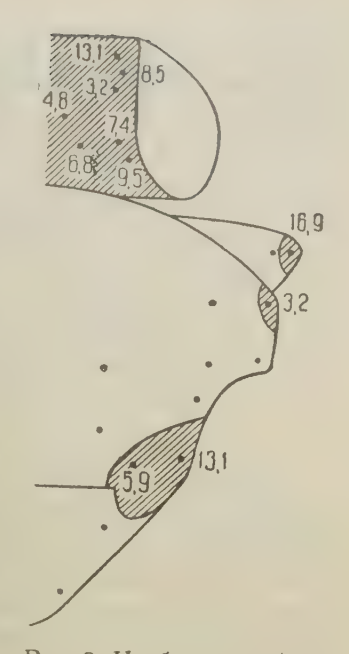


Рис. 2. Изображение в виде поля точек, давших повышенный процент отклонений в рентгеновской группе по сравнению с контролем (самки первой серии)

Таблица 5. Сравнение процента отклонений по отдельным точкам (♂♂ обеих серий)

Точки	% отклонений в рентген. серии	% отклонений в контрольной серии	Разница в пользу
aor	1,6	0,4	R
mor	0,0	0,4	+
por	0,8	1,2	+
oc	1,6	2,0	+
pv	2,4	3,6	+
iv	5,2	3,6	R
ov	3,2	0,8	R
uh	9,1	12,8	+
eh	4,0	2,4	R
anp	0,4	1,6	+
pnp	0,4	0,4	—
ps	0,4	1,6	+
asa	0,0	0,0	—
psa	0,0	1,6	+
apa	2,8	2,8	—
ppa	4,4	4,4	—
adc	2,8	4,4	+
pdc	4,8	4,4	R
asc	33,3	32,0	R
psc	3,6	5,6	+
il	1,2	1,2	—
Число точек	252	244	

Таблица 6. Сравнение процента отклонений по отдельным точкам (♀♀ первой серии)

Точки	% отклонений в рентген. серии	% отклонений в контрольной серии	Разница
aor	14,5	1,4	+ 13,9
mor	11,3	2,8	+ 8,5
por	3,2	0	+ 3,2
oc	4,8	0	+ 4,8
pv	9,6	2,8	+ 6,8
iv	20,9	13,5	+ 7,4
ov	14,5	4,0	+ 9,5
uh	14,4	20,3	— 5,9
lh	20,9	4,0	+ 16,9
anp	3,2	0	+ 3,2
pnp	0	1,4	— 1,4
ps	3,2	2,7	+ 0,5
asa	0	0	0
psa	1,6	1,4	+ 0,2
apa	14,5	1,4	+ 13,1
ppa	11,3	5,4	+ 5,9
adc	22,5	20,6	+ 1,9
pdc	8,0	9,6	— 1,6
asc	95,2	82,3	+ 12,9
psc	17,7	19,1	— 1,4
il	1,6	8,2	— 6,6
Число точек	62	74	

Таблица 7. Процент отклонений по отдельным группам культур разного происхождения

Культуры		Число хромосомоточек		% отклоненных хромосомоточек
		нормальных	отклоненных	
Все культуры	+	714	26	3,5 ± 0,5
" "	R	548	72	11,6 ± 1,3
Культуры за вычетом происходящих от № 7Р	+	497	23	3,7 ± 0,8
	R	391	49	11,1 ± 1,6
Культуры за вычетом происходящих от № 7Р и № 3Р	+	541	19	3,4 ± 0,8
	R	230	30	11,5 ± 3,9

Эти данные показывают ошибочность предположения о влиянии каких-то отдельных особей, обладающих особым набором модификаторов, что относится в одинаковой степени как к самкам Р, так и к рентгенизованным самцам. Эфект как бы равномерно „разлит“ по культурам рентгеновской серии, иными словами, или у самок действуют в сторону увеличения изменчивости доминантные гены, обладающие очень малой силой, но возникшие в громадном количестве равномерно от всех рентгенизованных самцов (причем эти гены почему-то не сказываются на самцах F_2), или наблюдается своего рода последействие рентгеновских лучей на цитоплазму, выражающееся в общем увеличении изменчивости, которое почему-то ограничено преимущественно женским полом. Первое предположение совершенно невероятно, второе же может быть принято как условное.

Степень отклонений от нормы

Третьим элементом, который может быть подвергнут анализу, является величина отклонений от нормы. При близких в среднем процентах отклоняющихся хромосомоточек в контроле и опыте эфект лучей может выразиться в некотором увеличении размаха изменчивости за счет слабо проявляющихся генов или генов-модификаторов, как бы накладывающихся на уже существующую колеблемость. На табл. 8 показано распределение отклонений от нормы по самцам обеих серий. Нет никакой надобности выражать приведенные ряды цифр для опыта и контроля графически, так как соответствие их очевидно. Такое же соответствие наблюдается и в том случае, если сравнить самцов по каждой серии в отдельности. Характеристика изменчивости рядов по среднему квадратическому отклонению такова:

Рентгеновская группа (самцы обеих серий) $\sigma = \pm 0{,}025 \pm 0{,}001$ щетинки
Контрольная " " " " $\sigma = \pm 0{,}023 \pm 0{,}001$ "
$d_{\sigma_R - \sigma_+} = 0{,}002 \pm 0{,}001$ щетинки

Иными словами, ничтожное превышение σ опыта над контролем статистически нереально. По изменчивости ряды не отличаются, как и по средним (M для обоих рядов $= 1{,}002 \pm 0{,}001$ щетинки). Впрочем, если сравнивать самцов только по второй серии, здесь некоторая разница в изменчивости есть:

$$\sigma_R = \pm 0{,}025 \pm 0{,}001$$
$$\sigma_+ = \pm 0{,}019 \pm 0{,}001$$
$$d = 0{,}006 \pm 0{,}001$$

Таблица 8. Распределение отклонений от нормы по самцам обеих серий

Группа	Показатели	Классы по величине средней для культуры F_2								
		0,71—0,80	0,81—0,90	0,91—0,99	1,0	1,01—1,10	1,11—1,20	1,21—1,30	1,31—1,40	1,41—1,50
♂♂ R	Абсолютные числа хромосомоточек	—	17	38	5 086	79	60	6	5	1
	%	—	0,3	0,7	96,18	1,4	1,2	0,1	0,11	0,02
♂♂ +	Абсолютные числа хромосомоточек	1	11	40	4 904	116	42	9	1	—
	%	0,02	0,2	0,8	95,7	2,26	0,8	0,2	0,02	—

Но совершенно ясно, что увеличение материала, достигаемое объединением обеих серий, приводит к нивелировке этих случайных различий.

Показатели изменчивости у самок опытной и контрольной групп находятся примерно в таком же соотношении, как и у самцов.

Изменчивость грудных щетинок

Кроме 21 точки с отдельными макрохетами была проанализирована группа грудных (стерноплевральных) щетинок. На рис. 3 и 4 приведены кривые распределения средних чисел грудных щетинокз культурах F_2 (по II серии) (средние по культуре исчислены отдельно для правой и левой стороны тела). Биометрические константы даны на табл. 9. Изменчивость по этому количественному признаку в опыте и контроле реально не отличается. Значения сигм одинаковы с изумительной точностью.

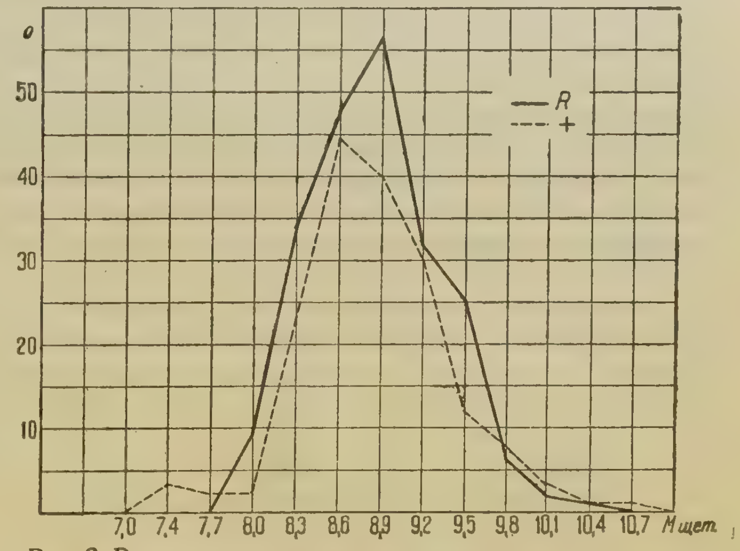


Рис. 3. Распределение средних чисел грудных щетинок в культурах F_2 (самки второй серии)

Таблица 9. Характеристика колеблемости средних чисел грудных щетинок по культурам F_2

Группа	n	M ± m	σ
♂♂ R	198	8,26 ± 0,03	± 0,48
♂♂ +	170	8,30 ± 0,03	± 0,48
♀♀ R	210	8,86 ± 0,03	± 0,45
♀♀ +	170	8,87 ± 0,03	± 0,51

Мы постарались проанализировать наш материал с самых различных сторон, для того чтобы уловить возникновение под влиянием рентгеновских лучей тех или других типов мелких наследственных изменений. Необходимо продумать, какой вывод можно сделать, исходя из фактов, наблюдаемых на основе разных показателей. Срав-

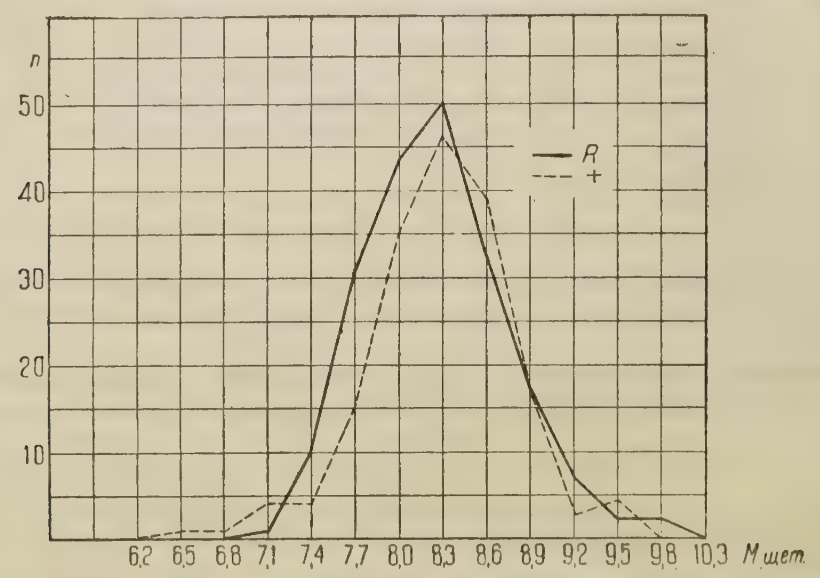


Рис. 4. Распределение средних чисел грудных щетинок в культурах F_2 (самцы второй серии)

нение процентов отклоненных хромосомоточек в опыте и контроле показывает, что мутаций генов половой хромосомы с узкоограниченным полем действия практически не было получено. Отсюда можно сделать выводы о том, в величинах какого порядка должна быть оценена частота возникновения подобных мутаций сравнительно с другими их типами.

Получение 9 леталей на 136 хромосом указывает на то, что примененная нами доза дает около 7—8% леталей половой хромосомы. Если допустить, что видимые мутации возникают в 5 раз реже (обычно их считают в 10 раз более редкими), мы на нашем материале могли получить в лучшем случае одну видимую мутацию (1,25 мутации). Такая мутация, если бы она возникла в одной культуре, затронула бы всех самцов F_{R2} данной культуры, а это отразилось бы очень резко на характере изменчивости.

Допустим например, что возник бы scute, обладающий очень большим полем. Тогда по тем щетинкам, по которым он дает 10% редукции, мы имели бы примерно такой график изменчивости (рис. 5).

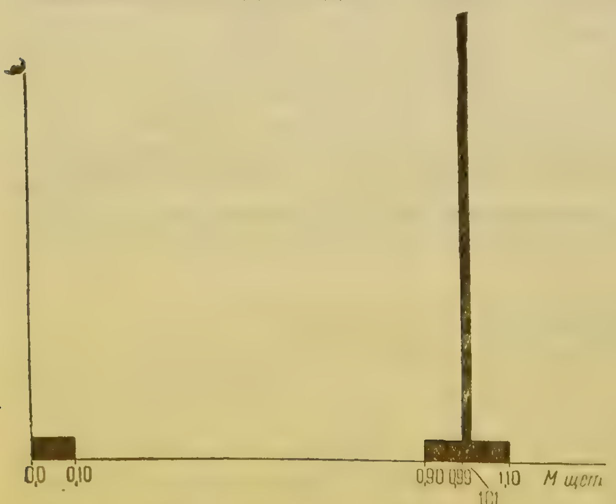


Рис. 5. График изменчивости культур F_2 по одной щетинке (по ♂♂) при возникновении одного scute, редуцирующего данную щетинку до 0—10%

График для точек с более слабым эфектом гена отличался бы тем, что левый столбик приближался бы все ближе к нормальному классу.

На общей картине изменчивости влияние гена scute сказалось бы сильнее или слабее в зависимости от того, на сколько точек влияет scute. Если предположим, что он влияет на 20 точек (40 на обеих сторонах), то это дало бы увеличение процента отклонений у самцов рентгеновской серии по сравнению с контролем на 0,8% (для простоты считаем число хромосомоточек за 5000); иными словами, эфект мутации, затрагивающей только одну щетинку на одной стороне, даст увеличение процента отклонений на 0,02, т. е. на нереальную разницу, подобную отмеченной нами (при ошибке разницы порядка 0,40). Только в том случае, если бы таких мутаций было свыше 40 (или, что то же, одна появившаяся мутация затронула двадцать точек на каждой стороне), разница была бы реально заметной и достигла бы двух ошибок.

Значит мы получили бы реальную разницу, если бы: 1) появилась одна крупная мутация (охватывающая около 20 точек на обеих сторонах)—процент мутаций 1 или 2) появилось 40 мелких мутаций (охватывающих только по одной точке)—процент мутировавших хромосом 40, т. е. в 5 раз больший, чем леталей.

Наш небольшой опыт таким образом позволяет установить верхнюю границу частот для могущих возникнуть изменений с различными полями действия: для генов с максимальным полем (40 точек)—1%; для генов со средним полем (20 точек)—2%; для генов с малым полем (4—5 точек)—10%; для генов с полем в 1 щетинку—40%. Так как мы не получили разницы по проценту отклонений, мы имеем право утверждать, что реальная их частота под влиянием рентгеновских лучей ниже этой границы. Трудно представить такие гены, полем действия которых была бы одна щетинка на одной стороне или даже пара симметричных точек. Автору в свое время пришлось изучать ряд полей действия различных генов как „щетиночных" по своему основному эфекту, так и таких, эфект которых на щетинки был лишь плейотропным (Рокицкий, 1929/30). На них можно было убедиться в том, что минимальным полем является охват редукцией или прибавлением 3—4 точек на каждой стороне. Возникновение этого типа изменений можно было бы заметить, если бы их частота была около 8%, т. е. порядка леталей, отсюда можно сделать вывод, что частота появления под влиянием лучей Рентгена мелких щетинковых мутаций не может быть больше, чем частота леталей.

Изучение других показателей подтверждает этот основной вывод и дает известные основания для его углубления. Мы видели, что сигмы для степени отклонений от нормы по опытной группе и контрольной очень близки, хотя все же в опыте σ немного больше. Возможно, что в данном факте можно видеть известное указание на возникновение таких модификаторов, которые сами по себе не давали редукций и прибавлений, так что не изменяли процента отклоненных хромосомоточек, но проявляли модифицирующее действие на фоне уже имевшихся в культурах отклонений, т. е. делали их более сильно выраженными в тех же культурах. Появление таких модификаторов бесспорно, вопрос только в нахождении методов для их учета. Примененный нами анализ изменчивости является одним из таких методов. Наконец изучение вариационного ряда средних по грудным щетинкам для самцов культур F_2 также ставит своей задачей уловить появление генов, влияющих на число грудных щетинок, в сторону их увеличения или уменьшения. Фактически сигмы опытной

и контрольной групп одинаковы ($\pm$0,48 щетинки). Здесь, правда, труден вопрос о том, какова должна быть частота появления модификаторов, для того чтобы реально отразиться на сигме. Теоретически мы этого вопроса не решали, но расчет того, на какую величину может в среднем увеличиться подкоренная величина в формуле сигмы при передвижении одной варианты в соседний класс дальше от средней, показывает, что появление нескольких усилителей или ослабителей увеличит сигму довольно мало и может отразиться примерно на втором десятичном знаке. Мы видим, что сигма опыта и контроля по грудным щетинками равны. Однако при изучении степени отклонений от нормы по индивидуальным щетинкам получилась некоторая разница по сигме в пользу опыта. Это несоответствие можно объяснить тем, что индивидуальные щетинки в сущности представляют собой сумму ряда признаков, а группа грудных щетинок—лишь один признак. При охвате многих признаков конечно легче констатировать изменения, чем при изучении лишь одного признака.

Из разбора полученных фактических данных следует, что частота мутирования генов, влияющих самым различным образом на щетинки, очень невелика, во всяком случае не выше леталей. Этот вывод в одинаковой степени относится не только к „полноценным" генам, т. е. действующим на всех самцов F_2, но и к обладающим неполным или даже очень слабым проявлением, так как при нашей методике учета отклоняющихся хромосоточек последние были бы учтены совершенно так же, как первые. Фактически же ни те, ни другие не были получены. Лишь группу модификаторов без видимого эфекта можно с некоторой вероятностью считать возникающей более часто, хотя в этом случае у нас нет оснований для исчисления частоты их возникновения.

ЧАСТОТА МУТАЦИОННЫХ ИЗМЕНЕНИЙ И ИХ ФЕНОТИПИЧЕСКИЙ ЭФЕКТ

Для многих генетиков, как мы уже указывали в начале статьи, очень привычна мысль о том, что чем мельче изменения, тем чаще они встречаются. Эта мысль обычно не формулировалась сколько-нибудь четко, но общеизвестно, что исследователи, работающие над дрозофилой, не раз отмечали факт наличия большого числа так называемых „плохих" или слабых генов, которые с трудом поддаются анализу. Многое в этих идеях связано с эволюционными представлениями, когда при их формулировке нередко противопоставляли резкие „скачковые" изменения слабым, очень близким к норме.

В сущности никто кроме Тимофеева-Ресовского не пытался проверить эту мысль экспериментально. Молчаливо принималось, что если мы знаем всего несколько генных мутаций, значительно влияющих на окраску тела дрозофилы, то должно быть во много раз больше изменений, обладающих слабым или очень слабым фенотипическим эфектом на окраску тела. Нужно иметь в виду, что суждение о частоте „малых" изменений обычно строится как бы от „признака". Обычно мы считаем, что на каждый данный признак действует много генов разной степени силы.

По своему эфекту они должны распределяться примерно по вариационной кривой, т. е. большинство обладает слабым эфектом и лишь немногие действуют сильно.

Тимофеев-Ресовский в недавно опубликованной работе (1935) сделал очень важный шаг в анализе вопроса. Он изучил частоту появления мутаций, слабо понижающих жизнеспособность, и показал, что она вдвое больше, чем частота настоящих леталей. Тимофеев при-

дает большое значение подобным „малым“ физиологическим мутациям и склонен трактовать их более широко, как не только оказывающих влияние на жизнеспособность, но и выражающихся в морфологических признаках. Поэтому они могут быть по мнению автора основой для количественных различий между разными расами и линиями.

Наконец к этой же категории Тимофеев-Ресовский относит и гены-модификаторы.

Таким образом Тимофеев-Ресовский также признает большую частоту более мелких изменений.

Приведенные в настоящей работе данные показывают, что нам практически не удалось констатировать возникновение под влиянием рентгеновских лучей слабых щетинковых изменений. Иными словами, если они и возникают, то с незначительной частотой—не большей, чем летали. Этот вывод является неожиданным, так как все то, что мы до сих пор знаем о генетике щетинок, заставляло предполагать обратное. Очень многие из изученных генов оказывают влияние на одиночные макрохеты головы и груди, редуцируя или прибавляя некоторые из них. Любая так называемая „нормальная“ линия обладает значительной вариабильностью по щетинкам. Генетический анализ грудных щетинок показывает, что гены, влияющие на эти щетинки, рассыпаны по всем хромосомам (Рокицкий, 1927). Наконец природное население Drosophila melanogaster чрезвычайно насыщено всевозможными щетиночными изменениями, прежде всего прибавлениями дорзовентральных и скутелярных щетинок. Так, в геленджикской популяции из 239 линий, заложенных от пойманных самок, 115, т. е. 50%, дали в потомстве особей с лишними щетинками на груди (Рокицкий, не опубликовано), причем типы изменений были в разных линиях самыми различными.

Едва ли появление лишних щетинок определялось каким-либо одним определенным геном, одинаково присутствующим во всех столь различных 115 линиях. Скорее всего в популяции накопились многочисленные гены-модификаторы, создававшие самую разную степень вариабильности по щетинкам.

Все эти разнообразные факты показывают существование многочисленных генов, затрагивающих те или другие щетинки или группы щетинок. Можно думать, что если бы было проведено детальное изучение ряда генов, расположенных по длине хромосомы, оно показало бы, что очень многие из них затрагивают щетинки.

Вот почему факт низкой частоты всех категорий щетинковых изменений вплоть до слабо проявляющихся под влиянием лучей Рентгена очень существен и не может быть снят возражением, что взятый признак не подходит как якобы затрагиваемый малым числом генов. Он приводит прежде всего к выводу, что нет оснований предполагать простую зависимость частоты той или другой категории мутаций от свойственного их фенотипического эфекта. Возможно, что любой различимой фенотипически категории мутаций как слабо, так и сильно действующих присуща примерно одинаковая частота мутирования. Это мнение, также разделяемое некоторыми генетиками (Фишер), до известной степени опровергается данными Тимофеева-Ресовского. Он не получил одинаковой частоты всех градаций летального эфекта, а, наоборот, категория настоящих леталей была значительно чаще, чем полулетали (% жизнеспособности от 1 до 30). В то же время она была реже группы мутаций, обладавших жизнеспособностью, начиная от 50% и выше. Распределение же последних по классам фенотипического эфекта довольно одинаково.

Повидимому можно ожидать самых разных кривых распределения генов по их фенотипическому эфекту в зависимости от типа признака. Механика развития признака, его природа могут определять наличие постепенного изменения величины признака по мере перехода от гена к гену, или, наоборот, определенного типа ступенчатости, наличия одного или нескольких порогов и т. д. Этим не исключаются конечно и такие случаи, когда распределение фенотипической „силы“ генов по отношению к тому или другому признаку будет выражаться правильной вариационной кривой или полукривой.

Все наши рассуждения исходили из низкой частоты щетинковых изменений. Но ведь в действительности мы вообще не констатировали их появления. Исходя из размера опыта, мы определили верхнюю возможную границу их частоты a priori, приняв, что под влиянием лучей Рентгена они возникают и ускоряются в частоте совершенно так же, как летали.

Так ли это? Пока что мы должны ограничиться лишь постановкой этого вопроса, так как данных в этом направлении нет. Но нельзя категорически отбросить еретическую мысль о том, что мутации, создающие нормально существующие между расами морфологические признаки (может быть они и являются малыми), не вызываются или, правильнее, не ускоряются лучами Рентгена в противоположность другой категории мутаций, обычно анализируемых в рентгеновских опытах, являющихся результатом деструктивных процессов в хромосомах и приводящих фенотипически к глубоким нарушениям нормального хода осуществления признаков. Иными словами, к нормальным генам количественных признаков не относятся обычные наши умозаключения о рентгеномутациях.

Во всяком случае факт неполучения в наших опытах очевидной разницы между опытной и контрольной сериями как по индивидуальным точкам щетинок, так и по группам показывает, что при рентгеноселекции надо ориентироваться преимущественно на сравнительно крупные, но редко появляющиеся изменения.

ИТОГИ

Целью работы являлось выяснение вопроса о сравнительной частоте мутаций, слабо влияющих на признаки, сравнительно с частотой обычно изучаемых под влиянием рентгеновских лучей летальных мутаций. Учитывались различные изменения в щетинках дрозофилы по 22 точкам на каждой стороне мухи (стороны брались отдельно), 21 отдельной щетинке и одной группе стерноплавральных щетинок.

Пользуясь методикой ClB, было просмотрено по двум сериям 258 хромосом, из них 136 рентгеновских (доза 3 000 „r“) и 122 контрольных. В опыте было получено 9 леталей, в контроле—0. По щетинкам наблюдалась в культурах F_2 (анализ самцов) известная колеблемость: редукции и удвоения отдельных щетинок и различные средние числа грудных щетинок. Был проведен детальный анализ ряда показателей, с помощью которых можно было бы установить появление в опытных культурах под влиянием рентгеновских лучей различных „малых“ щетинковых изменений. По проценту отклоненных „точек“, просуммированному по всем хромосомам, разница отсутствовала: ♂♂ опытные—3,87 $\pm$ 0,27% и ♂♂ контрольные 4,27 $\pm$ 0,28.

Учет процентов отклонений по отдельным точкам также не дал различий между культурами опытной и контрольной группы. Лишь по самкам F_2 первой серии (самки подсчитывались как контроль) опыт дал увеличение изменчивости по определенным точкам, что не

вытекает из схемы скрещиваний и повидимому зависит от каких-то особых причин. Хотя таким образом по абсолютному числу отклонений между опытом и контролем разницы нет, наблюдается слабое превышение в размахе изменчивости у опыта над контролем, правда, почти нереальное на всем материале ($d_{\sigma R - \sigma +} = 0{,}002 \pm 0{,}001$ щетинки), не заметное во второй серии (здесь разница между сигмами $= 0{,}006 \pm 0{,}001$). Это может указывать на появление генов-модификаторов. По грудным щетинкам изменчивость культур F_2 опытных и контрольных совершенно одинакова.

Из изложенного фактического материала может быть сделан вывод, что мутации генов половой хромосомы с узкоограниченным полем действия, т. е. действующих на немногие точки, практически не были получены. Разница по подобным „малым" изменениям могла бы быть констатирована лишь при известной их численности, поэтому факт отсутствия различий по определенным показателям позволяет установить верхний предел частоты их появления. Для мелких щетиночных изменений с полем в 3—4 щетинки на каждой стороне тела частота появления должна быть значительно ниже леталей. Возможно, что приближается к частоте леталей лишь частота модификаторов, которые сами не действуют на щетинки, но усиливают уже существующую вариабильность. Этими данными подвергаются сомнению представления о большой частоте категорий «малых» мутаций. Вероятно в отношении разных признаков возможны очень различные типы распределения генов по степени их фенотического эфекта.

ЛИТЕРАТУРА

1. Baur E, Die Bedeutung der Mutationen für das Evolutionsproblem, Z. ind. Abst. Ver., Bd. 37, 1925.—2. Baur E., Untersuchungen über Faktormutationen, Z. ind. Abst. Ver., Bd. 41, 1926.—3. Fischer R. A., The genetic theory of natural selection. Clarendon press, Oxford, 1930.—4. Рокицкий П. Ф., Генетический анализ числа грудных щетинок у Drosophila melanogaster, Журн. эксперим. биол., сер. А, т. III, в. 3—4, 1927.—5. Рокицкий П. Ф., Поле действия гена, Журн. эксперим. биол., сер. А, т. V, в. 3—4, 1929.—6. Рокицкий П. Ф., Области действия генов, Труды Всесоюзного съезда по генетике, селекции, животноводству и растениеводству, т. II, 1929.—7. Rokizky P. Th., Über die differentielle Wirkung des Gens auf verschiedene Körpergegenden, Z. f. ind. Abst. Ver., Bd. LVII, H. 1, 1930.—8. Рокицкий П. Ф., Искусственное вызывание мутаций у сельскохозяйственных животных. Сообщение I, Проблемы животноводства, № 3, 1933.—9. Рокицкий П. Ф., Материалы по изменчивости Polychaete, выделенных из дикого населения Drosophila melanogaster (не опубликован).—10. Timofeeff-Ressowsky N. W., Auslösung von Vitalitätsmutationen durch Röntgenbestrahlung bei Drosophila melanogaster. Nachrichten v. d. Gesellschaft der Wissenschaft zu Göttingen. Biologie, Bd. I, т. II.

ON THE APPEARANCE OF HERITABLE VARIATIONS WITH A NARROW-LIMITED FIELD OF ACTION UNDER THE INFLUENCE OF X-RAYS

by P. Rokitzky

Summary

The purpose of the present work was to clear up the problem concerning the relative frequency of mutations affecting characters but slightly as compared to that of lethal mutations usually studied under the influence of X-rays. Different variations in bristles of Drosophila melanogaster were considered over twenty-two points on either side of the fly's body (the sides being examined separately), i. e. in twenty-one individual bristle and in a group of sternopleurals.

By using the ClB method, 258 chromosomes were investigated in two series, 136 of them being treated (dose 3000 „r“), while 122 served as controls. Nine lethals appeared in X-rayed chromosomes and none in controls. A certain variability in bristles, such as the reduction and doubling of some of them as well as different means in the number of sternopleurals, was observed in F_2 cultures (males analysed). A thorough analysis of a series of indicators was carried which made it possible to establish the appearance of small bristle mutations in treated cultures. The percent of deviated „points“, summed up in all chromosomes showed no difference: treated ♂♂ — $3{,}87 \pm 0{,}27\%$ and control ♂♂ — $4{,}27 \pm 0{,}28\%$. Nor did the percent of deviations, found in separate points, show any differences between the cultures of the X-rayed and control groups. Only in females of the F_2 first series (these being counted as controls) did the experiment yield an increased variability in definite points which does not ensue from the scheme of matings, but seems to depend on some particular causes. Although there is no difference in the absolute number of deviations between the experiment and control a slight increase of variance is to be observed in the experiment as compared to the control. This increase, almost negligible in the whole material ($d_{\sigma R} - \sigma + = 0{,}002 \pm \pm 0{,}001$ brist.), is still noticeable in the second series (the difference between standard deviations being here $= 0{,}006 \pm 0{,}001$). This may serve to indicate the appearance of genes-modifiers. The variability of F_2 treated cultures as well as that of controls is quite identical with regard to sternopleurals.

From the above stated data the conclusion may be reached that gene mutations of the X-chromosome with a narrow limited field of action, that is affecting but few points, have not been practically obtained. The difference with respect to such small mutations could have been stated only in that case if a certain number of them had been present, therefore, the absence of differences between definite indicators offers the possibility to establish the upper limit for the frequency of their appearance. The frequency of small bristle mutations with a field of 3—4 bristles on either side of the body must be much lower than that of lethals. It is possible that the frequency of lethals is approached only by the rate of modifiers which produce no effect on bristles, intensifying only the already existing variability. The conception of a higher frequency of small mutations is made dubious on the ground of these data. Probably, with regard to various characters, greatly differing types of the distribution of genes, according to the degree of their phenotypical effect, may well exist.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XV 1936 г. ВЫП. 1

КРОССИНГОВЕР МЕЖДУ X- и Y-ХРОМОСОМАМИ У САМОК DROSOPHILA MELANOGASTER

М. Е. Нейгауз

Из Медико-генетического института (дир.—проф. С. Г. Левит, Москва)

1. ВВЕДЕНИЕ

Вопрос о возможности кроссинговера между X- и Y-хромосомами был впервые экспериментально поставлен Штерном (Stern, 1927, 1929, Stern und Ogura, 1931) после того, как он доказал существование $+^{bb}$ в Y-хромосоме.

Хотя прямых доказательств кроссинговера он и не получил, но те факты, которые он описал, а именно частое прикрепление длинного плеча Y-хромосомы к проксимальному концу X-хромосомы, могли служить косвенным доказательством в пользу наличия подобного кроссинговера. При разведении гомозиготной линии bobbed Штерн наблюдал появление не bobbed, самок. Цитогенетический анализ потомства таких самок показал, что большая часть их имела добавочную Y-хромосому, а меньшая часть несла на проксимальном конце одной из X-хромосом длинное плечо Y-хромосомы. Если мы допустим, что $+^{bb}$ находится в коротком плече Y-хромосомы, то в случае кроссинговера между X-хромосомой и коротким плечом Y-хромосомы должен образоваться X, несущий на своем правом конце $+^{bb}$ и длинное плечо Y-хромосомы. Штерн же объяснил появление таких хромосомальных аберраций просто как результат „пересадки" длинного плеча Y-хромосомы на проксимальный конец X. А так как X-хромосома до „пересадки" длинного плеча Y-хромосомы несла ген bobbed, после же этой „пересадки" bobbed не проявлялся, то из этого Штерн заключил, что $+^{bb}$ локализован в длинном плече Y-хромосомы.

Возможность кроссинговера между X- и Y-хромосомами довольно ясно доказана в работе Кауфмана (Kaufmann, 1933).

Кауфман доказал, что X-хромосомы, происшедшие в результате разъединения $\widehat{XX}$, несут на своих проксимальных концах длинное или короткое плечо Y-хромосомы.

Судя по предварительному сообщению Филипс С. (Philips, 1934), можно думать, что и она получила двойную кроссинговер между X- и Y-хромосомами у D. melanogaster.

В настоящей работе мы приведем факты, которые были нами накоплены по вопросу о кроссинговере между X- и Y-хромосомами.

2. ОТСУТСТВИЕ ДОБАВОЧНОЙ Y-ХРОМОСОМЫ У МУХ, ПРОИСШЕДШИХ ОТ РАЗЪЕДИНЕНИЯ XX

Если разрывы в $\widehat{XX}Y$ не зависят от Y-хромосомы, то 46% мух, происшедших от разъединенных $\widehat{XX}Y$, должны нести добавочную Y-хромосому. С целью проверки этого предположения мы всех исключительных, мух, полученных от самок $\widehat{XX}Y$ подвергли следующему исследованию. Исключительные ♂♂ скрещивались с ♀♀ $\widehat{XX}Y_2$ (Y_2 характерен тем, что у него отсутствует участок K_1, с фактором или факторами плодовитости. ♂♂, несущие только Y_2, бесплодны.

Y_2 найдена Штерном. Самцы F_1 от этого скрещивания испытывались на плодовитость. Те же из них, которые оказались плодовиты, скрещивались с ♀♀ Florida, и если сыновья от этого скрещивания оказывались бесплодными, то это указывало на то, что их отцы не несли добавочной Y-хромосомы. Следовательно то, что их отцы с Y_2 были плодовитыми, указывало на присутствие у них участка K_1. Исключительные ♀♀, получающиеся при разведении мух $\widehat{XX}Y$, скрещивались с ♂♂ gBY_2 (эти самцы плодовиты благодаря тому, что их X-хромосома на правом конце несет участок K_1. Линия получена Штерном). По F_1 можно было судить, несли ли эти исключительные ♀♀ добавочную Y-хромосому.

Таким методом нами было исследовано 79 исключительных ♀♀ и 59 исключительных ♂♂. Ни в одном случае не было обнаружено добавочной Y-хромосомы. Это ясно указывает на то, что при разъединении $\widehat{XX}Y$-хромосома исчезает. Наши данные не совпадают с данными Стертеванта (Sturtevant, 1931), который наблюдал в ряде случаев добавочную Y-хромосому у мух, происшедших от разъединенных $\widehat{XX}Y$. Из изученных нами 138 разъединенных X-хромосом 94 с Y_2 дали бесплодных ♂♂, 44 с Y_2 дали плодовитых ♂♂.

Факт плодовитости самцов с Y_2 указывает на то, что у них X-хромосомы несут участок K_1. Нами исследовано цитологически 15 из этих разъединенных X-хромосомы. Все они несут на своем проксимальном конце длинное или короткое плечо Y-хромосомы.

3. БЕЗ Y-ХРОМОСОМЫ НЕ ПРОИСХОДИТ РАЗЪЕДИНЕНИЯ $\widehat{XX}$

Если действительно Y-хромосома ответственна за разъединение $\widehat{XX}$, то наиболее простой путь доказательства этого состоит в изучении частоты разъединения $\widehat{XX}$ в отсутствие Y-хромосомы.

Для получения ♀♀ $\widehat{XX}$ без Y-хромосомы нами была использована линия $bb^{def.}$, дающая высокий процент нерасхождения X- и Y-хромосом у самцов. Линия bb^{def} была получена Гершензоном (1933). Чтобы отличить ♀♀ $\widehat{XX}$ без Y от ♀♀ $\widehat{XX}Y$, мы воспользовались геном „A“, описанным Дубининым и Гептнер (1935). Доминантный ген „A“ лежит в правом конце II хромосомы и вызывает темнокоричневую окраску глаз у обоих полов. В присутствии Y-хромосомы ген „A“ (у самок) вызывает пятнистость глаз. Таким образом, соединяя эти линии, мы могли получать ♀♀ $\widehat{XX}$ без Y-хромосомы и отличить их от ♀♀ XXY.

Для полной гарантии, что эти ♀♀ $\widehat{XX}$ действительно не несут Y-хромосомы, мы скрещивали их с самцами w^e bb^l. При таком скрещивании никогда не должны появляться сыновья w^e. Для контроля брались ♀♀ $\widehat{XX}Y$ из той же линии, несущие ген „A“. На 109 150 мух

(фактически исследовали 54 575 мух, но это число умножаем на два, так как 50% зигот при разведении $\widehat{XX}$ гибнут, зиготы же, получающиеся в результате разъединения $\widehat{XX}$, всегда выживают) контроля появилось 56 разъединенных X-хромосом, т. е. один разрыв на 1 949 (или $974{,}5 \times 2$) мух. На 29 460 мух, происшедших от самок $\widehat{XX}$ без Y, не наблюдалось ни одного разрыва. Ожидалось $15{,}12 \pm 3{,}87$. Разница почти в 4 раза превышает свою среднюю ошибку. Из этого можно заключить, что разъединение $\widehat{XX}$ в отсутствие Y-хромосомы не происходит.

Наилучшим объяснением всем перечисленным фактам, а именно отсутствию добавочной Y-хромосомы у мух, происшедших от разъединения $\widehat{XX}Y$, плодовитость части ♂♂ с Y_2 и полному отсутствию разъединения $\widehat{XX}$ без Y-хромосомы может служить кроссинговер между X- и Y-хромосомами.

4. ЛОКАЛИЗАЦИЯ $+^{bb}$ В Y-ХРОМОСОМЕ

Как уже было сказано выше, Штерн локализовал $+^{bb}$ в длинном плече Y-хромосомы. Это казалось нам не вполне доказанным и мы решили решить этот вопрос другими методами.

Сцепленные $\widehat{XX}$- и Y-хромосомы имеют в сумме три $+^{bb}$. В результате одиночного кроссинговера между ними одна из образующихся свободных X-хромосом должна нести два $+^{bb}$, а другая—один $+^{bb}$. Теперь необходимо выяснить, в котором из этих иксов, в том ли, который имеет длинное плечо Y-хромосомы, или в том, который имеет короткое плечо Y-хромосомы, имеются два $+^{bb}$. Чтобы это узнать, мы воспользовались следующим.

В нашей работе 1933 г. мы показали, что под влиянием X-лучей $+^{bb}$ довольно часто мутирует к bb или bb^1 Следовательно, если мы будем изучать частоту появления bb и bb^1 в $\widehat{XY}^{Short}$ и $\widehat{XY}^{Long}$, мы можем узнать, в котором из плеч находится $+^{bb}$. Возможность случайного совпадения мутаций обоих $+^{bb}$ мало вероятна. Что касается того, что под влиянием X-лучей в гамете могут образоваться условия, способствующие одновременному мутированию обоих $+^{bb}$, то это также мало вероятно.

Методика нашего эксперимента была следующая: самцы yw^af, несущие длинное ($\widehat{XY}^{Long}$) или короткое $\widehat{XY}^{Short}$) плечо Y-хромосомы, рентгенизировались и скрещивались ♀♀ $\cdot \frac{Clb}{yvfb}$. Серии ♂♂ Bar из F_1 скрещивались с ♂♂ w^a bb^1 и в F_2 по отсутствию или присутствию самок w^a мы могли судить, возникла ли bb или bb^1 .

В табл. 1 сведены результаты этого эксперимента.

Таблица 1

Структура рентгенизированной X-хромосомы	Число проанализированных X-хромосом	Число возникших леталей XA	Число возникших bb и bb^1	Число возникших одновременно леталей в XA и bb или bb^1	Ожидалось $\pm$ m	$\frac{Dift}{m}$
Нормальная	811	65	9	2	—	—
$\widehat{XY}^{Long}$	845	51	10	2	$11{,}46 \pm 3{,}4$	0,15
$\widehat{XY}^{Short}$	1 030	77	—	1	$13{,}97 \pm 3{,}76$	3,5

Как видно из этой таблицы, мутабильность $+^{b}$ в X-хромосоме с длинным плечом Y-хромосомы нормальна, в то время как в $\widehat{XY}^{Short}$ мутабильность $+^{bb}$ резко понижена.

Единственный случай возникновения в $\widehat{XY}^{Short}$ bb^{l} был связан с леталью в XA. Поэтому нельзя было более точно установить природу этой bb^{l}. Из этих данных мы делаем наиболее вероятным вывод, что $+^{bb}$ локализован в коротком плече Y-хромосомы.

Другой опыт, поставленный с совершенно иной методикой, указывает также на это. Методика его была следующая: гомозиготные ♀♀ $yw^{a}f$ ($\widehat{XY}^{Short}$ $\widehat{XY}^{Short}$) или ♀♀ $yw^{a}f$ ($\widehat{XY}^{Long}$ $\widehat{XY}^{Long}$) скрещивались с ♂♂ B × bb^{l}. В случае кроссинговера у самки между длинным плечом Y-хромосомы и X образуется Y-хромосома, имеющая только два длинных плеча. В случае кроссинговера между коротким плечом Y- и X-хромосомой образуется короткоплечая Y. В результате оплодотворения яйцеклеток, имеющих эти новые Y-хромосомы, сперматозоидами, несущими X-хромосомы с генами B × bb^{l}, должны получиться исключительные ♂♂. Эти самцы только тогда могут выжить, если новообразованная Y-хромосома будет иметь $+^{bb}$. В табл. 2 сведены результаты этого опыта

Таблица 2

Генотип родителей	Число регулярных мух F_1	Число исключительных самок F_1	Число исключительных самцов F_1
♀♀ $\frac{yw^{a}f}{yw^{a}f}$ ($\widehat{XY}^{S}$ $\widehat{XY}^{S}$) × ♂♂ B × (XY)	15 428	—	18. Все стерильные
♀♀ $\frac{yw^{a}f}{yw^{a}f}$ ($\widehat{XY}^{L}$ $\widehat{XY}^{L}$) × ♂♂ B × (XY)	8 904	1	23. Все стерильные
♀♀ $\frac{yw^{a}f}{yw^{a}f}$ ($\widehat{XY}^{S}$ $\widehat{XY}^{S}$) × ♂♂ B × bb^{l} (XY)	33 683	4	10. Все стерильные
♀♀ $\frac{yw^{a}f}{yw^{a}f}$ ($\widehat{XY}^{L}$ $\widehat{XY}^{L}$) × ♂♂ B × bb^{l} (XY)	15 938	1	1. Фертильные

Из этих данных следует вывод, что только в результате кроссинговера между X-хромосомой и коротким плечом Y-хромосомы образуется короткоплечая Y, которая несет $+^{bb}$.

5. ЧАСТОТА КРОССИНГОВЕРА МЕЖДУ КОРОТКИМ ПЛЕЧОМ Y-ХРОМОСОМЫ И X-ХРОМОСОМОЙ

Особый интерес представляет вопрос о том, в каком участке Y-хромосомы и как часто присходит кроссинговер.

Кауфман, обсуждая этот вопрос в своей работе, склонен считать, что обмен происходит между коротким плечом Y- и X-хромосомой. Дарлингтон (Darlington, 1934), наоборот, считает, что этот обмен происходит между длинным плечом Y-хромосомы и X. Чтобы решить вопрос, нами были поставлены специальные опыты.

Эксперимент для учета частоты кроссинговера между коротким плечом Y-хромосомы и X был организован следующим образом: самки, гомозиготные по генам $yw^{a}f$ ($\widehat{XY}^{S}$ $\widehat{XY}^{St}$), скрещивались с ♂♂ $\widehat{XY}^{L}$ Y. (самки, гомозиготные по этой X-хромосоме $\widehat{XY}^{L}$ $\widehat{XY}^{L}$ или ♂♂ $\widehat{XY}^{L}$ O,

проявляют очень слабый bobbed). Вообще нами найдено, что около 25% $\widehat{XY}^{L}$, происшедших в результате разъединения XX, проявляют в очень слабом виде bobbed.

Параллельно с этим экспериментом был поставлен другой эксперимент, где самки, имеющие в одной X-хромосоме гены $yw^{a}f$ и короткое плечо Y-хромосомы на проксимальном конце, а в другой X-хромосоме имелись только гены yw. Этот опыт ставился, во-первых, для того, чтобы получить в результате одиночного кроссинговера между коротким плечом Y и нормальной X-хромосомой только одно короткое плечо Y. Во-вторых, опыт ставился для выяснения, происходит ли кроссинговер между X- и Y-хромосомами на стадии 4 нитей. Действительно, если кроссинговер между X- и Y-хромосомами имеет место на стадии 4 нитей, то наряду с Y-хромосомами, имеющими только одно короткое плечо, должны появиться и Y-хромосомы, которые будут иметь два сцепленных коротких плеча.

В F_1 наряду с регулярными мухами также встречались исключительные ♀♀ и ♂♂. Исключительные самки испытывались, не несут ли они $\widehat{XX}$. Исключительные самцы не bobbed испытывались, не несут ли они короткого плеча Y-хромосомы. Для этого они скрещивались с самками $\widehat{XY}^{S}\,\widehat{XY}^{S}$ и с ♀♀ $\widehat{XY}^{L}\,\widehat{XY}^{L}$. В случае если они несли короткоплечую Y, то с первыми ♀♀ они должны были дать стерильных сыновей, со вторыми—плодовитых. В табл. 3 сведены результаты опыта.

Таблица 3

Генотип родителей	Число регулярных мух F_1	Число исключительных самок F_1		Число исключительных самцов F_1			%
		$\widehat{XX}Y$	$\widehat{XX}Y$	$\widehat{XY}^{Long}$ $Y^{sa}Y^{sa}$	$\widehat{XY}^{Long}$ Y^{Short}	$\widehat{XY}^{Long}$ O	
♀♀ $\frac{yw^{a}f}{yw^{a}f}(\widehat{XY}^{S}\widehat{XY}^{S}) \times$ $\times$ ♂♂ $+ \widehat{XY}^{L}Y$	33 220	2	1	4	—	3	0,036
♀♀ $\frac{yw\text{-}f}{yw}(\widehat{XY}^{S}X) \times$ $\times$ ♂♂ $+ \widehat{XY}^{L}Y$	21 76	—	—	2	3	3	0,041

Процент кроссинговера вычислен, принимая во внимание, что 50% зигот, получающихся от новообразующихся $\widehat{XX}$ и Y, гибнут. Сыновья от ♀♀ $\widehat{XY}^{L}-\widehat{XY}^{L}$ тех ♂♂, которые давали стерильных сыновей с ♀♀ $\widehat{XY}^{S}-\widehat{XY}^{S}$, скрещивались с ♀♀ $\frac{ClB}{bb^{l}}$ и ♀♀ $\frac{B \times bb}{B \times bb}$. В первом и во втором скрещивании получились стерильные не bobbed самцы. Это также указывает на то, что $+^{bb}$ локализован в коротком плече Y-хромосомы. Результат цитологического анализа новообразованной Y-хромосомы представлен на рис. 1 и 2. Все рисунки хромосом сделаны из оогоний самок $\widehat{XX}$, обработанных ацетокармином и зарисованных при помощи рисовального аппарата Аббе С. М. Гершензоном за что автор выражает ему свою благодарность.

6. ЧАСТОТА КРОССИНГОВЕРА МЕЖДУ X И ДЛИННЫМ ПЛЕЧОМ Y-ХРОМОСОМЫ

Для учета частоты кроссинговера между X и длинным плечом Y-хромосомы самки $\widehat{XY}^{Long}\,\widehat{XY}^{Long}$, гомозиготные по генам $yw^a f$, скрещивались с ♂♂ $\widehat{XY}^{Short}\,Y$. В F_1 кроме регулярных мух встречались

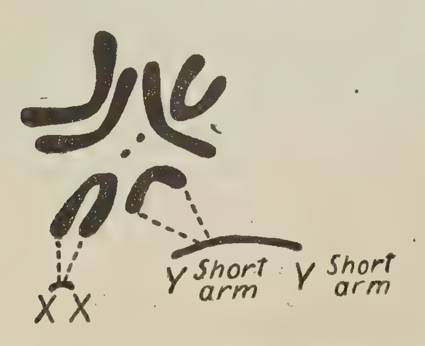


Рис. 1. Хромосомный набор ♀ $\widehat{XX}\,\widehat{Y_{\text{short arm}}\,Y_{\text{short arm}}}$, увеличено в 4 900 раз

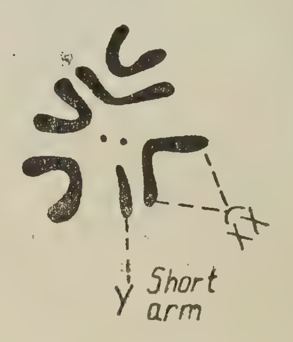


Рис. 2. Хромосомный набор ♀ $\widehat{XX}\,Y_{\text{short arm}}$, увеличено в 4 750 раз

исключительные ♀♀ и ♂♂. Первые испытывались на то, не несут ли они $\widehat{XX}$. Что же касается исключительных ♂♂, то они скрещивались с ♀♀ $\widehat{XY}^L\,\widehat{XY}^L$ и с ♀♀ $\widehat{XY}^S\,\widehat{XY}^S$. В случае если они несут длинноплечую Y, то от первых ♀♀ сыновья должны быть стерильными, а от вторых—плодовитыми. В табл. 4 приводятся результаты этого опыта.

Таблица 4

Генотип родителей	Число регулярных мух F_1	Число исключительных ♀♀ F_1		Число исключительных ♂♂ F_1		
		$\widehat{XX}Y$	$\widehat{XX}Y$	$\widehat{XY}^{Short}\,Y^{Long}$	$\widehat{XY}^S\,Y$	$\widehat{XY}^S\,O$
♀♀ $\frac{yw^a f}{yw^a f}(\widehat{XY}^L\,\widehat{XY}^L) \times$ ♂♂ + +$(XY^S\,Y)$	18 711	—	4	3	6	10
♀♀ $\frac{yw^a f}{yw}\ \widehat{XY}^L X) \times$ ♂♂ + + $\widehat{XY}^S\,Y)$	17 777	—	1	—	—	2

Сыновья тех трех ♂♂, которые с ♀♀ $\widehat{XY}^{Long}$ давали стерильных ♂♂, скрещивались с ♀♀ $\frac{B \times bb}{B \times bb}$, от них появились ♂♂ $B \times bb$. Это также указывает на то, что в длинном плече Y-хромосомы $+^{bb}$ не содержится. При скрещивании этих самцов с самками $\frac{ClB}{bb^l}$ появляются сыновья, проявляющие очень сильный bobbed. Это указывает на то, что полученные нами длинноплечие Y-хромосомы содержат очень сильный аллеломорф bobbed.

Результат цитологического анализа представлен на рис. 3 и 4.

Эти рисунки показывают, что в результате кроссинговера (?) образовалось одно длинное плечо Y-хромосомы. И оно встречается иногда в двойном, иногда в одинарном количестве. По аналогии с тем, что мы получили при кроссинговере у ♀♀ $\widehat{XY}^s \widehat{XY}^s$, ожидалось, что и

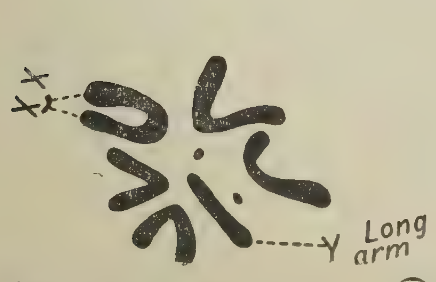


Рис. 3. Хромосомный набор ♀ $\widehat{XX}$ $Y^{\text{Long}}_{\text{arm}}$, увеличено в 4 900 раз

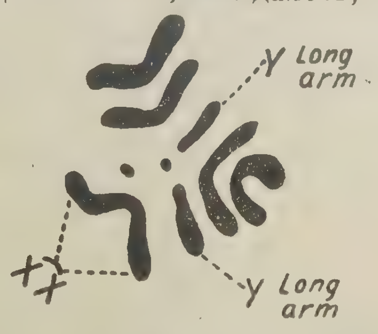


Рис. 4. Хромосомный набор ♀ XX 2 $Y^{\text{Long}}_{\text{arm}}$, увеличено в 4 900 раз

здесь получится двуплечая Y. Необходимо подчеркнуть, что при разведении самок $\widehat{XY}^L \widehat{XY}^L$ ни в одном случае не наблюдалось на материале в 85 889 мух появления $\widehat{XX}$. В то время как при разведении ♀♀ $\widehat{XY}^s \widehat{XY}^s$ на материале в 141 095 мух появилось Y $\widehat{XX}$ (в самом деле 8, так как 50% $\widehat{XX}$ гибнут).

Таким образом вопрос о том, происходит ли кроссинговер между длинным плечом Y и X, остается пока открытым.

7. КЛЕТОЧНОЕ ДЕЛЕНИЕ, НА КОТОРОМ ПРОИСХОДИТ КРОССИНГОВЕР МЕЖДУ XX и Y

Многие исследователи (Morgan, L., 1925, Muller and Dippel, 1926, Sturtevant, 1931, Rhoades, 1931 и др.) наблюдали, что разрывы $\widehat{XX}$ появляются пучками. В связи с доказательством того, что разрывы в $\widehat{XX}$ являются результатом кроссинговера, нам казалось интересным поставить специальный эксперимент для выяснения того, действительно ли разрывы в $\widehat{XX}$ часто появляются пучками. С этой целью было поставлено 1 076 индивидуальных скрещиваний. Распределение разрывов по культурам приведено в табл. 5.

Таблица 5

Количество разрывов в одной культуре	0	1	2	3	4
Количество банок	1 020	37	6	1	1

Из этой таблицы видно, что около 34% всех разрывов происходит парами. Более точная обработка данных произведена следующим образом. Вероятность появлений разрыва у данной самки зависит от количества ее потомков. Она равна $\frac{n}{1\,944}$ или $\frac{n}{974{,}5 \times 2}$, где n есть число потомков от данной самки, а знаменатель — частота одного разрыва. Вероятность, что у данной самки произойдет два или три разрыва, есть квадрат или куб этой дроби. В табл. 6 приводятся результаты этих вычислений.

Таблица 6

Вероятность появления одного разрыва у данной самки	Вероятность появления двух разрывов у данной самки	Вероятность появления трех разрывов у данной самки	Вероятность появления разрывов у данной самки
$\frac{96}{1\,944}$	0,0024		
$\frac{110}{1\,949}$	0,0031		
$\frac{126}{1\,949}$	0,0041		
$\frac{102}{1\,949}$	0,0027		
$\frac{98}{1\,949}$	0,0025		
$\frac{66}{1\,949}$	0,0011		
$\frac{92}{1\,949}$	—	0,0001	
$\frac{104}{1\,949}$	—	—	0,000009
Ожидалось	0,0159∓	0,001±	0,000009±
Наблюдалось	±0,126	±0,01	±0,003
$\frac{\text{Diff}}{\text{m}}$	6	1	1
	47	99	333

Как видно из приведенных цифр, за счет случайности объяснить это явление нельзя. Для объяснения его можно предложить следующие гипотезы.

1. В яичниках некоторых самок имеются условия, способствующие кроссинговеру между $\widehat{XX}$-и Y-хромосомами.

2. Существуют генотипические модификаторы, способствующие кроссинговеру между $\widehat{XX}$- и Y-хромосомами.

3. Кроссинговер между $\widehat{XX}$- и Y-хромосомами может происходить и на более ранней стадии, чем до сих пор полагали.

Несмотря на то что первую гипотезу экспериментально трудно проверить, все же надо думать, что она мало вероятна. Что касается до второй гипотезы, то мы пытались экспериментально ее проверить. От одной самки, которая дала три разрыва, велся отбор на увеличение частоты разрывов.

Кроме того велся отбор и на уменьшение частоты разрывов.

Вот что мы получили (табл. 7).

Хотя цифры незначительны, все же можно сделать вывод, что отбор неэфективен. Следовательно вторая гипотеза отпадает.

В литературе уже обсуждался вопрос о возможности кроссинговера на более ранней стадии, чем на стадии созревания.

Серебровский (1927) на основании данных по распределению редких кроссинговеров обсуждает этот вопрос и к определенному выводу не приходит. Гоуэн (Gowen W., 1929) при разведении линий с III G нашел, что те редкие кроссоверы, которые происходят, встречаются

Таблица 7

	Плюс отбор		Минус отбор	
	число мух	число разрывов	число мух	число разрывов
P_1	3 260	3	3 260	3
F_1	654	—	979	2
F_2	800	1	1 427	—
F_3	1 131	—	784	1
Σ	5 845	4	6 450	6

по одному в банке. На основании этого он приходит к выводу, что кроссинговер имеет место на стадии, близкой к созреванию. Стертевант (1928) получил в 4 случаях по два неравных кроссовера гена Bar от одной самки. Но так как в 3 случаях эти неравные кроссоверы были недополнительными, то из этого он заключил, что они произошли в двух разных клетках. Штерн (1933) в своей сводке по кроссинговеру приводит материал Стертеванта и Гоуэна как доказательство против того, что кроссинговер может происходить на более ранней стадии. Как видно из вышеизложенного, большинство генетиков считает, что кроссинговер происходит на стадии созревания. Нам кажется, что в настоящее время утверждать это категорически нельзя. В пользу того, что кроссинговер может иметь место несколькими делениями ранее, можно привести данные Паттерсона (1929) и Штерна (1934), которые доказали существование соматического кроссинговера, а также работу Кауфмана (1933), доказывающую существование соматических хиазм.

Выводы

1. У 138 исключительных мух, появившихся в результате разъединения $\widehat{XX}$, не наблюдалось добавочной Y-хромосомы.

2. Только 44 X-хромосомы из 138 разорванных X-хромосом в комбинации с Y_2 дали плодовитых самцов.

3. Цитологический анализ 15 X-хромосом, происшедших в результате разъединения $\widehat{XX}$, показали, что все они несут на проксимальных концах короткое или длинное плечо Y-хромосомы.

4. На 29 460 мух, происшедших от ♀♀ $\widehat{XX}$, не несущих Y-хромосомы, не наблюдалось ни одного разрыва. Исходя из того, что на 1 949 мух появляется один разрыв, ожидалось 15,12±3,87; разница превышает свою среднюю ошибку в 3,9 раза.

5. Самки $\widehat{XY}^S$ $\widehat{XY}^S$ при скрещивании с самцами $\widehat{XY}^l$ Y дали 33 220 мух, из которых 2 ♀♀ были $\widehat{XX}$, а 4 самца несли короткоплечую Y. Цитологический анализ показал, что эта новообразованная Y действительно состоит из двух коротких плеч.

6. Самки $\widehat{XY}^L$ $\widehat{XY}^L$ при скрещивании с ♂♂ $\widehat{XY}^S$ Y дали 18 711 мух, из которых три ♂♂ несли длинное плечо Y. Цитологический анализ этой Y показал, что получилось одно длинное плечо Y.

7. На основании пунктов 1, 2, 3 автор делает вывод, что кроссинговер происходит между $\widehat{XX}$Y-хромосомами.

8. На основании пункта 5 автор делает вывод, что этот кроссинговер имеет место между коротким плечом Y-хромосомы и X.

Что касается вопроса, происходит ли кроссинговер между длинным плечом Y и X, то он остается пока открытым.

9. На основании следующих фактов автор заключает, что $+^{bb}$ находится в коротком плече Y: а) под влиянием X-лучей $+^{bb}$ в $\widehat{XY}^L$, мутирует довольно часто в bb и bb^1, в то время как в $\widehat{XY}^S +^{bb}$ мутирует редко; б) при скрещивании самок $\widehat{XY}^L \widehat{XY}^L$ с самцами $B \times bb^1$ исключительные ♂♂ BX не появляются, в то время как от ♀♀ $\widehat{XY}^S$ $\widehat{XY}^S$ такие самцы появляются; в) самцы, несущие только коро́ткое плечо Y-хромосомы, не проявляют bb и вполне жизнеспособны, если в X-хромосоме содержатся гены bb или bb^1; г) самцы, несущие только длинное плечо Y-хромосомы, хорошо проявляют bb, если в X-хромосоме содержится bb.

10. Не исключена возможность, что в длинном плече Y-хромосомы содержится резкий аллеломорф гена bobbed.

11. При разведении ♀♀ $\widehat{XX}Y$ 33% исключительных мух появляются по 2, по 3 или по 4 от одной самки. Обсуждая причины этого, автор склонен считать, что не исключена возможность кроссинговера между $\widehat{XX}Y$ и на более ранней стадии овогенеза.

12. Из 16 анализированных $\widehat{XY}^L$, четыре (самки $\frac{\widehat{XY}^L}{bb^1}$ или самцы $\widehat{XY}^L 0$) проявили очень слабый bobbed.

13. Кроссинговер между X- и Y-хромосомами происходит на стадии четырех нитей.

ЛИТЕРАТУРА

1. Darlington C. D. Crossing-over of sex-chromosomes in Drosophila, Amer. Nat., vol. 68, 374—377. 1934.—2. Dubinin N. P. and Heptner M. A. A new phenotypic effect of the Y-chromosome in Drosophila melanogaster, Journ. of Genetics, vol. 30, 423—446. 1935.—3. Gershenson S. M., Studies on the genetically inert region of X-chromosome of Drosophila, Journal of Genetics, vol. 28, 497—513, 1933.—4. Gowen I. W., The cell division at which crossing-over takes place, Proc. Nat. Acad. Sci., vol. 15, 266—268. 1929.—5. Kaufmann B. P., Interchange between X- and Y-chromosomes in attached X-females od Drosophila melanogaster, Proc. of Nat. Acad. Sci., vol. 19, 830—838. 1933—6. Kaufmann B. P., Somatic mitoses of Drosophila melanogaster, Journ. of Morphology, vol. 56, 125—154. 1934.—7. Morgan L. V., Polyploide In Drosophila melanogaster with two attached X-chromosomes, Genetics, vol. 10, 148—178. 1925.—8. Mulier H. J. and Dippel A. L., Chromosome breakage by X-rays and the production of eggs from genetically male tissue in Drosophila, Brit. Journ. Exp. Biol., vol. 3, 85—122. 1925.—9. Neuhaus M. J., Mutability of the locus of bobbed in Drosophila melanogaster, Biol. Journ., vol. 3, 342—345 (Russian with English summary). 1934.—10. Patterson J. T., Somatic segregatiou produced by X-rays in Drosophila melanogaster, Proc. Nat. Acad Sci., vol. 16, 109—116. 1929.—11. Philip U., Spontaneous crossing-over between X- and Y-chromosomes in Drosophila melanogaster, Nature, vol. 3367, 1934.—12. Rhoades M. A., The frequencies of homozygous of factors in attached X-females of Drosophila melanogaster, Genetics. vol. 15, 375—385. 1931.—13. Serebrovsky A. S., The influence of the „purple" gene on the crossing-over between „black" and „cinnabar" in Drosophila melanogaster, Journ. of Genetics, vol. 21, 137—175. 1927.—14. Stern C., Ein genetischer und cytologischer Beweis für Vererbung im Y-chromosom von Drosophila melanogaster, Ztschr. Ind. Abst.- u. Vererb., vol. 44, 187—231. 1927.—15. Stern C., Untersuchungen über Aberrationen des Y-Chromosomes von Drosophila melanogaster, Z. Ind. Abst. und Vererb. vol. 51, 253—353. 1929.—16. Stern C., Faktorenkoppelung und Faktorenaustausch, Handb. d. Vererbungswissensch., 1—331. 1933.—17. Stern C. und Ogura S., Neue Untersuchungen über Aberrationen des Y-Chromosomes von Drosophila melanogaster, Z. Ind. Abst.- und Vererb., vol. 58. 81—121. 1931.—18. Sturtevant, A. H., A further study of the so-called mutation of the bar locus of Drosophila, Genetics, vol. 13, 401—408. 1928.—19. Sturtevant, A. H., Two new attached X-lines of Drosophila melanogaster and further data on the behavior of heterozygous attached X s, Carnegie Institute of Washington, Publ. 421, 61—81, 1931.

CROSSING-OVER BETWEEN THE X-AND Y- CHROMOSOMES IN THE FEMALE DROSOPHILA MELANOGASTER

M. J. Neuhaus
Medico-Genetical Research Institute, Moscow

1. No additional Y-chromosome was observed among 138 exceptional flies derived from the breakage of $\widehat{XX}$.

2. Only 44 detached X-chromosomes cut of 138 gave fertile ♂♂ when combined with Y_2.

3. The cytological analysis of 15-X-chromosomes derived from the breakage of the $\widehat{XX}$ showed that they all carry on their proximal end the short or the long arm of the Y-chromosome.

4. No break was observed in 29460 flies from XX♀♀ having no Y-chromosome. Theoretical expectancy was $15{,}12 \pm 3{,}87$ breaks. The difference exceeds 3,9 times the standard error.

5. $\widehat{XX}^S$ $\widehat{XY}^S$ ♀♀ when mated with $\widehat{XY}^L$ Y♂♂ gave 33220 flies, of which two ♀♀ were $\widehat{XX}$ and four ♂♂ carried a short armed Y. The cytological analysis showed that this newly formed Y-chromosome actually consists of the two short arms of the Y-chromosome.

6. $\widehat{XY}^L$ $\widehat{XY}^L$♀♀ when mated with $\widehat{XY}^S$ Y ♂♂ gave Y 18711 flies of which three ♂♂ carried the long arm of the Y-chromosome. The cytological analysis showed that they contained only one long arm of the Y-chromosome.

7. On the basis of paragraphs 1, 2, and 3 the author concludes that crossing-over occurs between the $\widehat{XX}$ and Y-chromosomes.

8. On the basis of paragraph 5 the author concludes that crossing-over takes place between the short arm of the Y-and the X-chromosomes. The question concerning the possibility of crossing-over between the long arm of the Y and X-chromosomes remains unsolved.

9. On the basis of the following facts the author concludes that +bb gene is located in the short arm of the Y-chromosome: a) Under the influence of X-rays +bb in the $\widehat{XY}^L$ mutates often into bb or bb^1 while this occurs very seldom when $\widehat{XY}^S$ ♂♂ are X-rayed. b) Mating of $\widehat{XY}^L$ $\widehat{XY}^L$ ♀♀ with B×bb^1 ♂♂ gave no exceptional B× ♂♂ while such ♂♂ arose in the offspring of $\widehat{XY}^S$ $\widehat{XY}^S$ ♀♀, c) Males carrying only the short arm of the Y-chromosome never manifest bobbed and their viability is normal when bb or bb^1 is located in the X-chromosome. d) Males carrying only the long arm of the Y-chromosome manifest bobbed, if the X-chromosome contains bobbed.

10. It is possible that the long arm of the Y-chromosome contains a very extreme allel of bobbed.

11. 33% of exceptional flies arose in twos, threes and fours in the offspring of a single female, when breeding the stock $\widehat{XX}$Y. Discussing the causes of this phenomenon the author is inclined to assume that the possibility is not excluded that crossing-over between the $\widehat{XX}$—and the Y-chromosomes occurs at earlier stages of cogenesis.

12 Out of 16 analysed flies carrying $\widehat{XY}^L$, four ($\widehat{XY}^L$ $\widehat{XY}$ females or $\widehat{XY}$ 0 males) manifested a very weak bobbed.

13. Crossing-over between the X-and Y-chromosomes takes place at the four strand stage.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XV 1936 г. ВЫП. I

КАРИОТИП КРЯКОВОЙ УТКИ[1]

Алиханян С. И.

(Из лаборатории генетики Института зоологии МГУ (зав. – проф. А. С. Серебровский)

Работы по гибридизации утиных, развернувшиеся за последнее время особенно широко, настоятельно требуют изучения их кариотипов.

В этом отношении сделано очень мало. Имеется только одна работа по утке (Werner, Orilla Stotler, 1927).

МАТЕРИАЛ И МЕТОД

Данные нашей работы основываются на материалах, полученных от изучения хромосомного камплекса обыкновенной кряквы Anas boscas.

Хромосомный комплекс изучался в соматических клетках различных тканей зародышей. Для работы были использованы шесть зародышей, из коих только в пяти зародышах удалось найти необходимые митозы.

Материал (зафиксированные зародыши) был получен от Соколовской И. И., собранный ею в Аскании-Нова, которой автор выражает свою благодарность.

Зародыш фиксировался по Пейнтеру (Painter) с обычной в дальнейшем обработкой.

Окраска применялась различная: 1) полихромная синька Михаэлиса (с последующей диференцировкой танином), 2) железный гематоксилин Гайденгайна, 3) ализарин-толуидиновая синька по Икеда (с последующей диференцировкой креазотом) и 4) окраска по Фельгену.

Последняя окраска являлась необходимым средством для установления более точного числа хромосом, в особенности мелких, которые при других окрасках обычно раздиференцировываются и становятся невидимыми.

Зарисовка производилась при помощи рисовального аппарата Abbe с иммерсионным объективом $^{1}/_{18}$ Koritzka и компенсационным окуляром 18 Рейхерт при длине трубы 17 мм, ниже уровня стола 22 см.

Анализ комплекса производился по Пейнтеру, причем хромосомы измерялись обыкновенно чертежным измерителем в миллиметрах.

---

[1] Доложено на заседании коллоквия лаборатории генетики Института зоологии МГУ 10.I.1935.

В своей работе Вернер устанавливает 76—77 хромосом для комплекса индийского бегуна (Indian Runner Duck). Необходимо отметить следующий любопытный момент. В. В. Попов (1933) в своей работе указывает, что, просматривая хромосомный комплекс курицы в стадии профазы, он наблюдал от 60 до 70 хромосом в одной пластинке, тогда как в стадии метафазы число хромосом резко сокращалось и варьировало от 30 до 45. То же самое указывают и другие авторы.

В своих последних работах Трофимов и Тиняков (1933) и Соколов и Трофимов (1932) отмечают сильные колебания в числе хромосом также и у домашней курицы: от 32 до 71. Следовательно если учесть, что указанный выше подсчет хромосом проводился О. Вернер в стадиях профазы, то можно допустить, что указанное ею число хромосом может быть нехарактерным для числа хромосом в стадии метафазы.

Аналогичные колебания наблюдались и в нашей работе при окраске срезов полихромной синькой, железным гематоксилином и ализарин-голуидиновой синькой. Число хромосом колебалось от 31 до 43.

Цифра 33 встречается наиболее часто (рис. 2, 5, 8, 11).

Необходимо однако отметить, что колебания в числе хромосом происходили за счет мелких точкообразных хромосом, оставляя исключительно константным число 11 пар хромосом, больших по величине и имеющих более или менее постоянные формы.

Для окончательного уточнения числа хромосом, для того чтобы уменьшить возможность ошибок, связанных с недостатками указанных выше трех окрасок, мы применяли окраску по Фельгену.

При указанной окраске исключена возможность потери какой-либо хромосомы в результате недокраски и тем более раскраски. Могут быть незамеченными лишь очень мелкие хромосомы, прикрываемые большими хромосомами.

Из просмотренных 12 митозов, окрашенных по Фельгену, наиболее наглядными оказались два (рис. 3 и 4). Тут в обеих пластинках общее число хромосом доходит до 49. То, что в обеих пластинках число хромосом оказалось одинаковым, дает основание делать вывод, что окраска по Фельгену является технически единственно доступной для выяснения числа хромосом. Еще более разительной становится эта разница, если сравнить количество мелких хромосом на пластинках, окрашенных по Фельгену, с числом мелких хромосом на пластинках, окрашенных синькой и железным гематоксилином.

ИНДИВИДУАЛЬНОСТЬ ХРОМОСОМ

В указанной работе Вернер все хромосомы по своей морфологии распадаются на три группы: на группу крючкообразных, в которую входят более или менее крупные хромосомы, группу палочкообразных и на группу точечных мелких хромосом. В пределах каждой группы хромосомы не отличаются друг от друга по своей морфологии и могут быть отличимы лишь по своим размерам (рис. 16 и 18).

В наших препаратах наблюдалось, что каждая хромосома кроме своей средней длины характеризуется своей индивидуальной формой. По этим характерным чертам хромосомы утки можно разделить на 4 группы: 1) двуплечие, 2) большие палочкообразные, 3) малые палочкообразные и 4) мелкие или точкообразные (рис. 17).

Группа точечных хромосом всегда располагается в центре пластинки; очень редко точечную хромосому можно заметить между крупными хромосомами (рис. 2, 10, 5). Особо постоянной формы



Рис. 1. ♀



Рис. 2. ♀

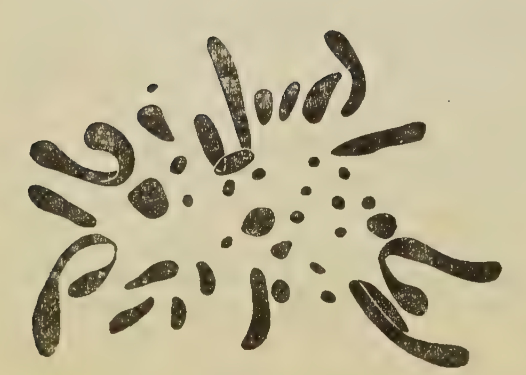


Рис. 3. ♀



Рис. 4. ♂



Рис. 5. ♂



Рис. 6. ♀

Метафазные пластинки хромосом кряковой утки (окраска по Фельгену)



Рис. 7. ♀



Рис. 8. ♂



Рис. 9. ♀



Рис. 10. ♀

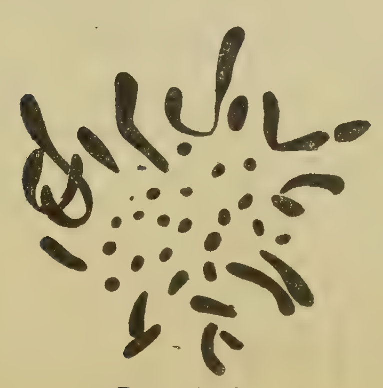


Рис. 11. ♀

Метафазные пластинки хромосом Anas boscas ♀ и ♂

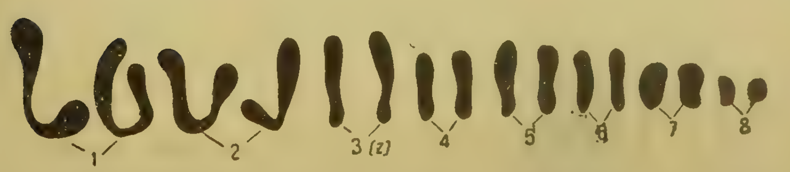


Рис. 12. Кариологический ряд крупных хромосом ♀ Anas boscas

Рис. 13. Кариологический ряд крупных хромосом ♀ Anas boscas

Рис. 14. Кариологический ряд крупных хромосом ♂ Anas boscas

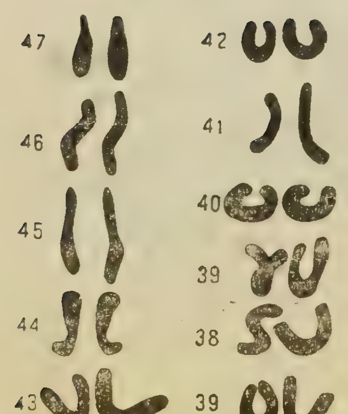


Рис. 15. Хромосомы № 37 из различных пластинок (по работе Вернер) 37, 38, 39, 40, 41, 42 и 46—профазы, 43, 44 и 45—метафазы

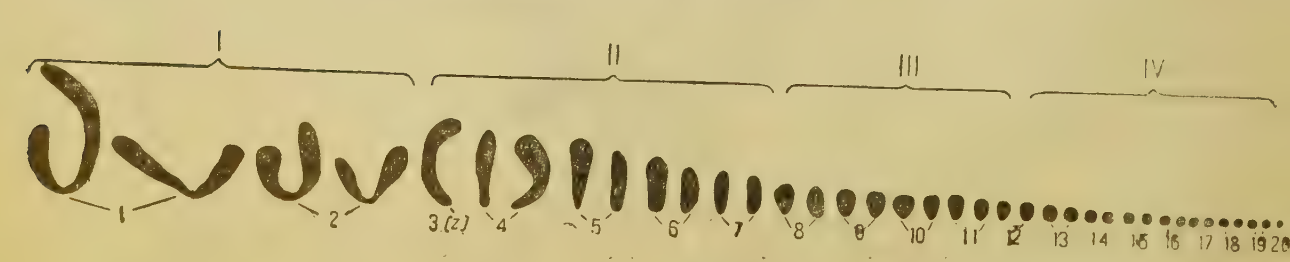


Рис. 16. Кариологический ряд хромосом ♀ Anas boscas

Рис. 17. Кариологический ряд хромосом индийского бегуна (по Вернер)

хромосомы этой группы не имеют, а больше имеют форму неправильных окружностей. Рассмотрим группу хромосом наибольших по размерам и наиболее константных по строению (рис. 13 и 14).

Первая группа: двуплечие хромосомы. Их две пары I и II — самые большие по величине. Характерными общими чертами строения этих двух групп является сравнительно большая ширина обоих концов и сужение в точке прикрепления нити веретена, каковая и является точкой перегиба двуплечих хромосом.

Эти две пары крючкообразных резко отличаются между собой (рис. 14 и 13). Первая пара, большая по своей длине, имеет соотношение плеч 3:1, образуя собой форму крючка с резко выгнутыми концами.

Вторая пара крючкообразных, по величине меньшая, имеет несколько иное соотношение плеч. Тут оба плеча на первый взгляд кажутся даже одинаковыми и только при более точном измерении показывают соотношение 3:2.

Обе пары лежат на краях митоза и углом изгиба обращены более или менее к центру экваториальной пластинки, а в анафазе угол изгиба направлен к полюсу веретена.

Третья и четвертая по величине хромосомы по форме палочкообразны и в основном похожи друг на друга. Иногда все же можно наблюдать некоторое отличие между этими хромосомами. Тогда как у III хромосомы оба конца закруглены и сами хромосомы имеют еле заметное сужение в середине (рис. 5, 8, 10), IV хромосома обычно закруглена на одном конце, а на другом конце иногда кажется заостренной, образуя как бы восклицательный знак (рис. 8 и 10), причем острым концом эта хромосома всегда бывает направлена к центру экваториальной пластинки. Иногда наблюдается в этом конце перетяжка, образующая своеобразную головчатую хромосому.

Следует также указать, что иногда (рис. 11) эта хромосома образует маленький изгиб в заостренном конце, принимая фигуру крючка.

Пятая, шестая и седьмая хромосомы, имея удлиненную форму и в большинстве своем будучи расширенными на концах, в середине чуть согнуты, по своей форме напоминают несколько растянутые семена фасоли.

Эта характерная черта рассматриваемых трех пар хромосом присуща им почти во всех представленных митозах (см. рис. 6, 8, 10, 7, 9).

Безрезультатны были наши попытки сравнить первые восемь пар хромосом рассматриваемой утки с восемью крупными хромосомами индийской утки по работе Вернер. Среди последних установить какую-либо постоянную форму не удалось. Одна и та же хромосома принимает различные формы в различных пластинках (рис. 15).

Таблица 1. Средние длины 11 крупных пар хромосом из 12 пластинок

	I	II	III (x)	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI
Абс. длина в мм . . .	33,5	26,3	18,3	15,0	12,7	9,7	6,9	6,0	5,5	4,88	4,0
Соотношение длины . . .	1,00	0,79	0,55	0,45	0,38	0,29	0,21	0,18	0,18	0,14	0,12

Несомненно это явление вытекает из составления кариологического ряда по профазным пластинкам, где, как известно, хромосомы

менее устойчивы в своей форме и, наоборот, начинают только приобретать свою постоянную форму, которая окончательно фиксируется за ними лишь в стадии метафазы. Всего нами было измерено около 350 хромосом, из которых 68 штук двуплечих. В результате этих измерений мы получили следующее соотношение длин хромосом (табл. 1).

ПОЛОВЫЕ ХРОМОСОМЫ

С самого начала исследования при просмотре первых митозов в глаза бросалась непарность одной наиболее длинной из палочкообразных хромосом, по своей величине непосредственно идущей за двумя парами двуплечих хромосом. Просмотр всех пластинок и наблюдение во всех пластинках аналогичного явления заставляло думать, что мы имеем дело с половой хромосомой.

Если исходить из теории определения пола, устанавливающей для птиц гетерозиготность самки и гомозиготность самца, то при просмотре других особей мы должны были бы увидеть пластинки, имеющие пару указанных хромосом. Ожидания оправдались. Просмотрев 17 пластинок других 4 особей, мы обнаружили пластинки с парой указанных хромосом, причем при сравнении как со средней длиной, так и с характерными чертами своей морфологии, этих хромосом с непарной хромосомой, отмеченной нами на предыдущих препаратах, других особей, мы сделали вывод, что она является половой.

Половая хромосома по своей длине третья в ряду всех хромосом и характерна закругленностью обоих концов и наличием маленького изгиба в середине. Если придерживаться формулы ZZ и ZW, то очевидно у самки вторая половая хромосома (W) находится среди мелких хромосом, абсолютное число которых установить в окончательном виде трудно.

Тот факт, что в митозах 2 особей указанных хромосом имеется пара, а в митозах трех других особей — одна, подтверждает предположение, что у птиц ♀♀ имеют разное количество хромосом (см. (рис. 14 и 13).

Наконец не менее интересными подтверждающими наши выводы являются генетические исследования в области установления пола у уток. Работы Пеннета (1930) и И. И. Соколовской (1934) по изучению наследования окраски и хохла у уток с несомненностью потверждают положение о том, что у уток, как и у других птиц, мужской пол гомозиготен, а женский гетерозиготен.

Наибольший интерес для нас представляет работа Соколовской по исследованию наследования интенсивной окраски и хохлатости в скрещивании утки Anas boscas и Cairina moschata. Anas boscas и C. moschata скрещивались между собой следующим образом: черный самец скрещивался с коричневой самкой. В первом поколении получились черные самки и черные самцы, а в реципрокном скрещивании — черные самцы и коричневые самки. Следовательно делается вывод, что здесь имеет место наследование доминантного признака, сцепленного с полом по следующей схеме:

$$\frac{\text{черные}}{\text{черные}} \times \frac{\text{коричневые}}{0} \qquad \text{Реципрокное скрещивание} \quad \frac{\text{коричневые}}{\text{коричневые}} \times \frac{\text{черные}}{0}$$

$$F_1 \frac{\text{черные}}{\text{коричневые}} ; \frac{\text{черные}}{0} \qquad F_1 \frac{\text{черные}}{\text{коричневые}} ; \frac{\text{коричневые}}{0}$$

Аналогичные результаты получила Соколовская при исследовании наследования хохлатости. Для нас приведенный пример является основной иллюстрацией истинности положения, что у уток самка гетерозиготна по половой хромосоме, а самец гомозиготен. В данном случае самка имеет формулу либо XY, либо X0.

В заключение считаю своим долгом выразить глубокую благодарность С. Л.Фроловой за ценные указания и просмотр препаратов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Painter, A comparison of the chromosomes of the Rat and Mouse mith reference to the question of chromosome homology in mammals, Genetics, № 13, № 2, 1928.—2. Punnet, Jurnal of Genetics, 1930. – 3. Popoff W. W., Über die Zahl der Chromosomen und über die Heterochromosomen der Haushunnes. Zeit. f. Zellforschung und mikrosk. Anat., 17 Bd. 2 H, 1933.—4. Соколовская И. И., Наследования сцепленных с полом признаков у гибридов Anas boscas. – Cairina moschata., Зоол. журн., I, XIV. 1935.—5. Werner, Orilla Stotler, The chromosomes of the Indian Runner Duck. B. B. of the Marine B. Labor Woods Hole, Mass. XLII, № 3. 1927.—6. Соколов Н. Н. и Трофимов И. Е., Индивидуальность хромосом и определение пола у домашней курицы, Биол. журн. в. 1, 5—6, 1932.—7. Трофимов И. Е. и Тиняков Г. Г.. Кариотип фазана и его сравнение с кариотипом домашней курицы. Биол журн., т. II, в. 1, 1933.—8. Тиняков Г. Н.. Гибриды от скрещивания павлина с курицей и сравнительный анализ кариотипов исходных родительских форм. Биол. журн., т. III, в. 1, 1934.

THE KARYOTYPE ANAS BOSCAS

S. Alichanian

1. The Karyotype Anas boscas was studied. Staining with polychromie blue, iron haemotoxyline, alizarine, toluidine blue and Felgen was made use of.

Some 200 preparations, got from six individuals were examined and investigated.

350 chromosomes were measured in order to establish the chromosome groups as well as their individualization.

2. When counting the chromosomes In preparations stained with the first three dyes the number of chromosomes amounted to 43, being as high as 49 in preparations stained by Felge'n s method. The latter number proved to be the same in our figures of two preparations.

3. The chromosomes of Anas boscas are divided into four groups: 1) two-armed, 2) large rod-shaped, 3) small rod-shaped and 4) very small or dot-like chromosomes. The two-armed chromosomes are the largest in size, differing from each other in the correlation of their arms. The rod-shaped chromosomes with regard to their form are less discernible among themselves, but differ sharply in their medium length.

4. The set-chromosomes in Anas boscas are rod-shaped, being the 3 rd in size. Some of the individuals had one above mentioned chromosome, while the others had two, which gives us right to consider them as being set-chromosomes.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XV 1936 г. ВЫП. 1

К ВОПРОСУ О ГРАНИЦАХ ОСНОВНЫХ СИСТЕМАТИЧЕСИХК КАТЕГОРИЙ

Г. П. Дементьев

Проблема вида является одним из основных вопросов, занимающих современных биологов: эволюционистов, систематиков, отчасти генетиков и др. Настоящая работа касается некоторых сторон этой проблемы, а именно вопроса о пределах категорий „вид" и „географическая раса" (подвид), так как они представляются в свете некоторых новых фактов, вытекающих из изучения палеарктической фауны птиц с точки зрения современной систематики. Класс птиц выбран для настоящего исследования, с одной стороны, потому, что он является предметом специальности автора, а с другой—на том основании, что эта группа позвоночных является бесспорно наилучше систематически изученной. Здесь уместно напомнить, что методология современной систематики и основные ее концепции сложились на основе работ орнитологов (в первую очередь Э. Хартерта, а затем Э. Штреземана и др.).

Успехи систематики в текущем столетии в значительной мере связаны с тем обстоятельством, что в основу различения вида от географической расы стали класть не только чисто морфологические признаки, но и критерий географического распространения (викариат географических рас одного и того же вида) и критерий физиологический (возможность свободного скрещивания в пределах географической расы; отсутствие половой аверсии между ближайшими или „соседними" формами в пределах одного вида, обеспечивающее единство каждого вида в качестве подвижной системы; наличие таковой аверсии между особями разных видов). Тщательное изучение систематиками географических, индивидуальных, возрастных, сезонных, экологических и половых вариаций привело к выводу, что заключения таксономического порядка в отношении той или иной популяции животных возможны лишь на основе учета проекции тех или иных ее морфологических свойств в пространстве (географический критерий) и во времени (физиологический критерий).

Попытки поколебать значение совокупности этих критериев для определения понятий „вид" и „географическая раса", которые делались еще сравнительно недавно (наиболее серьезные — Гейром фон Швеппенбург, 16, 17[1]), никак нельзя признать удавшимися. Дальнейшее накопление фактического материала показало, что такие попытки находятся в очевидном противоречии с общими результатами современных систематических исследований.

[1] Здесь, как и в дальнейшем, номер указывает на соответствующую работу в находящемся в конце статьи списке литературы.

Нельзя однако закрывать глаза на некоторые факты, имеющие большое принципиальное значение. Распространение некоторых животных форм указывает, что в природе наблюдается известное число случаев, которые не подходят под общие критерии вида и расы с точки зрения их географической локализации. В этих случаях морфологический облик как бы находится в несоответствии с географическим и физиологическим критерием.

Прежде чем перейти к их конкретному рассмотрению, приходится сделать несколько предварительных замечаний. В литературе, в частности и в орнитологической, в особенности в начале текущего столетия, нередко можно встретить указания на то, что в пределах одного и того же ареала, на всем его протяжении или частично, встречаются одновременно две, а иногда и более форм одного и того же вида. Однако многие из этих упоминаний основаны на недоразумениях. Авторы их переоценивали значение „морфологических" моментов и недооценивали „географические". Естественные группы—не только виды, но и географические расы — в большинстве случаев совсем не так гомогенны, как это принималось еще сравнительно недавно. Приходится признать, что характеристика той или иной расы в значительном числе случаев должна представлять характеристику определенного среднего или преобладающего типа определенно локализованной популяции плюс характеристику амплитуды и направлений уклонений от этого типа. Это часто недооценивается; не будет ошибкой поэтому утверждать, что очень многие из указаний на совместное обитание в одном ареале двух географических рас одного вида основаны на смешении одной географической расы с аналогичным параллельным типом индивидуальной изменчивости в пределах другой расы. Такой параллелизм индивидуальной и географической изменчивости давал повод ко многим недоразумениям и долго оставался без внимания, хотя возможность его является очень вероятной уже a priori с точки зрения теории эволюции. Правильное описание этого явления впервые дано было Клейншмидтом (29) в отношении форм обыкновенного сокола (Falco peregrinus Tunst.) и впоследствии подтверждено для этой группы другими авторами (9, 10, 11). Не претендуя на сколько-нибудь исчерпывающий перечень, можно указать в отношении нашей фауны на следующие примеры: у алтайского кречета Falco gyrfalco altaicus Menzb.) имеется рыжая фаза, чрезвычайно близкая к некоторым другим формам этого же видового комплекса, а именно центрально-азиатским балобанам F. g. progressus Stegmann и F. g. milvipes Jerdon, 5). В Австрии и Венгрии, где обитает номинальная форма балобанов Falco gyrfalco cherrug Gray), несколько раз добывались птицы, по окраске повторяющие признаки среднеазиатских рас того же сокола (35, 28, 9).

Такое же явление отмечено для филинов (Bubo bubo L.), беркутов (Aquila chrysaetos L.), чеглоков (Falco subbuteo L., 7), белых и серых больших ястребов (Aecipiter gentilis L. – в северо-западной и северо-восточной Сибири, 83), трехпалого дятла (Picoides tridactylus L.), большого пестрого дятла (Dryobates maior L.) и малого пестрого дятла (Dryobates minor L., 77, 78, 80, 8), камышевых овсянок и мохноногих сарычей (45, 46), желтоголовых плисок (14), рыжебрюхих касаток (67), степной пустельги (Falco naumanni, 9, 80), арктических кречетов (белая фаза; темная географическая раса в Лапландии — Falco gyrfalco gyrfalco L. и сходный с этой расой тип личных изменений сибирской расы F. g. uralensis Menzb., 28, 30, 9). Среди млекопитающих хорошим примером являются голубые песцы (Lagopus lagopus beringensis и L. l. lagopus) или черные крысы (76); тем же явлением объясня-

ется своеобразная локализация ряда пушных „кряжей“. Во всех этих случаях мы видим появление среди одной географической расы особей. имеющих общее или частичное сходство с другой расой того же вида. Иначе сказать, мы имеем в таких случаях проявление среди одной географической расы в качестве индивидуальных изменений признаков (части или совокупности), характерных для другой географической расы. Такие параллельные индивидуальные изменения отнюдь не всегда свойственны пограничным частям ареалов и с этой точки зрения не могут рассматриваться в качестве „переходов“ в том смысле, который придавался этому термину в начале этого столетия.

Ввиду важности этого вопроса приходится сделать некоторое отступление. Картина географической изменчивости в пределах вида далеко не всегда сводится к последовательному (в смысле географического расположения) нарастанию или угасанию каких-либо признаков; таким образом отнюдь не всегда ближайшие по географическому расположению формы в пределах вида бывают связаны непрерывной цепью переходов. Последнее явление бывает, но отнюдь не является правилом. В качестве примера можно привести размещение переходной популяции между ящерицами Lacerta agilis agilis и L. a. exigua, расположенной на краю ареала одной из этих форм, наиболее удаленной от пограничной с другой формой полосы (40). Не менее разительно нахождение на востоке Сибири формы козули (Capreolus capreolus bedfordi), связывающих европейскую и сибирскую козулю (Capreolus capreolus capreolus и C. c. pygargus), оленя (Cervus elaphus xanthopygus), связывающего западноевропейскую форму (C. e. elaphus) с сибирско-американской группой (C. e. canadensis и C. e sibiricus, идущей на запад до Алтая и Тянь-Шаня), а из птиц—дроздовидной камышевки (Acrocephalus arundinaceus orientalis), промежуточной между западной формой (A. a. arundinaceus) и индийско-туркестанской (A. a. zarudnyi), граница между которыми проходит по северо-западным частям Туркестана, или снигиря (Pyrrhula pyrrhula griseiventris), морфологически объединяющего сибирско-европейскую и восточносибирскую формы этих птиц, границы ареалов которых лежат в средней Сибири. Направление наблюдающихся у границ ареалов расхождения признаков и увеличения амплитуды изменчивости бывает очень различным и далеко не всегда (хотя и часто) сближает данную расу с ближайшей по географическому распространению другой расой данного вида. Точно так же и указанные выше параллельные другой расе индивидуальные варианты той или иной расы отнюдь не всегда повторяют характерные признаки ближайшей в смысле современного географического распространения формы. Появление таких параллельных типов служит хорошим признаком видовой общности в целом соответствующей группы, среди которой они встречаются, и находит свое объяснение в большинстве случаев в истории эволюции группы и палеогеографических данных.

Мы остановились довольно подробно на этом вопросе параллелизма индивидуальной и географической изменчивости, так как возможность его наличия надо принимать в каждом отдельном случае при решении вопроса о совпадении ареалов у двух географических рас одного и того же вида. Упомянутый параллелизм вариаций в ряде случаев—в особенности при недостаточности выяснения амплитуды индивидуальных колебаний (в частности у границы ареалов) в пределах соответствующих форм—очень затрудняет решение вопросов в полноте географической изоляции (викариата) и неоднократно вводил авторов в заблуждение.

Несмотря на это в ряде случаев отсутствие полной географической изоляции у двух рас одного вида может быть установлено с достаточной точностью и объективностью.

Возможность таких исключений из общего правила географического викариата с достаточной ясностью вытекает из наличия среди птиц помесей между особями различных рас одного и того же вида, носящих гетерозиготный характер. В ряде случаев гибридное происхождение таких особей выражено очень ярко. Такого рода особи иногда встречаются единицами, но иногда составляют многочисленные популяции, занимающие более или менее обширное пространство. При этом среди таких популяций гибридов можно проследить закономерности, установленные Менделем (Сушкин, 84 и др.). Совершенно очевидно, что самое наличие таких популяций (единичные особи-гибриды могут иметь и случайное происхождение) указывает на встречу в одном районе представителей двух географических форм. Вместе с тем наличие этих помесей указывает, что исходные формы в отношении физиологического критерия относятся еще к одному виду и сохранили возможность свободного скрещивания в естественных условиях. Эти явления могут рассматриваться в качестве первой категории случаев, пограничных между „видом" и „географической расой".

Первым опытом серьезного изучения таких случаев мы обязаны Штреземану (73), который в своих замечательных очерках по зоогеографии палеарктической области и предложил для таких популяций гибридного происхождения название „гибридных рас" (Mischrassen). Понятие это было установлено Штреземаном на снигирях (Pyrrhula pyrrhyla), долгохвостых синицах (Aegithalus caudatus), а затем поползнях (Sitta europaea).

Из них к фауне СССР относятся кавказские долгохвостые синицы (Aegithalus caudatus maior Radde), носящие в себе признаки гибридного происхождения от распространенной в восточной Европе и Сибири формы Aeg. caudatus caudatus L. и распространенной в Персии и Малой Азии формы Aeg. caudatus alpinus Hablizl.

Кроме указанных случаев в фауне СССР могут быть отмечены и ряд других. Давно известным и наиболее изученным примером являются черная ворона и серая ворона (33, 9). Можно напомнить, что в Азии переходная полоса, занятая гибридами этих форм, тянется в Киргизских степях между озером Чалкар Тениз и северо-восточным берегом Аральского моря (шириной до 25 км), в северо-западном Алтае (шириной около 75 км), в районе между Зайсаном и восточной частью озера Балхаш и наконец в бассейне Енисея (шириной до 150 км).

Другим примером[1] являются сойки, описанные под названием Garrulus severzowi из района Урала и главным образом Приуралья; эта сойка представляет собой популяцию с признаками, промежуточными между темноголовой европейской Garrulus glandarius glandarius L. и рыжеголовой сибирской G. g. branti Eversmann (9). Из Ленкоранского округа в юго-восточном Закавказье описана под названием G. g. caspius Seeb. форма соек, являющаяся гибридной популяцией между кавказской G. g. krynicki и южно-каспийской G. g. hyrcanus Blanf. У восточных пределов области распространения номинальной расы белой трясогузки (Motacilla alba alba L.) в широкой полосе от Волги (Саратов) до Оренбургских степей встречаются трясогузки, комбинирующие в себе в различной степени признаки M. a. alba и западносибирской формы M. a. dukhunensis Sykes, а сверх того и особи, неотличимые от этих форм. Эта популяция, получившая два названия (M. n. intermedia Domaniewski и M. a. uralensis Sarudny), может быть обозначена как M. a. alba × M. a. dukhunensis. У западной границы

[1] Все приводимые в этой работе случаи были с возможной полнотой изучены или проверены по коллекционным материалам Зоологического музея МГУ.

распространения белой лазеревки P. cyanus cyanus Pall. и у восточной границы распространения голубой лазоревки P. c. coeruleus L. в Европейской части СССР формы эти образуют гибридов, названных Cyanistes pleskei Cabanis (15, 34, 81, 42, 43). Серых туркестанских больших синиц Parus maior bokharensis и кавказских Parus maior maior в Закаспийской области и в Иране объединяет популяция синиц, носящих явные признаки гетерозиготного происхождения (так называемые Parus maior intermeduis Sar.). Гаички (Parus atricapillus) в Приуралье (б. Уфимская губерния) образуют популяцию с резким смешиванием признаков между восточноевропейской расой P. a. borealis и сибирской P. a. baicalensis — это так называемые P. a. rossicus (Fediuschin, 75, 79).

Очень вероятно, что гибридное происхождение имеют описанные из разных местностей Туркестана, Закавказья и Приуралья ремезы: Remiz macronyx loudoni Sarudny из Ленкорани и Кумбашинска; R. m. paradoxa Sarudny, Чарджуй; Remiz saposchoikowi Iohansen, Прибалхашье; R. pendulina bostanjogli Sarudny. Ит—Балык, низовья Урала. Это—птицы, соединяющие в себе признаки обычно принимаемых за отдельные виды (Мензбир, Зарудный) обыкновенного ремеза R. pendulinus L. и большеклювого ремеза R. macronyx Severtzow. Однако есть много оснований полагать, что все формы палеарктических ремезов кроме R. coronata Severtzow принадлежат к одному виду (об этом подробнее в работе Дементьева, 6).

Кавказские пищухи Certhia familiaris L., получившие ряд подвидовых названий, очень неустойчивы в своих признаках, появляясь между светлой европейской расой (C. f. familiaris L.) и темной персидской (C. f. persica Sar.); при этом за исключением крайнего юго-востока (Ленкорань, Талыш), где встречаются настоящие представители второй формы, остальной Кавказ заселен особями, часть которых напоминает европейских, часть—персидских, а остальные являются в различной степени промежуточными между этими крайними вариантами. В широкой полосе от северо-восточного Ирана и юго-западной части Закаспийского края по южным степям Казакстана до северо-западного Алтая, Тарбагатая и Зайсана встречаются сорокопуты, являющиеся помесями между европейским жуланом (Lanius collurio collurio L.) и туркестанским жуланом (L. c. phoenicuroides Schalow, 71, 84). Эти сорокопуты получили ряд видовых и подвидовых названий (Lanius darwini Severtzow, L. bogdanowi Bianchi; L. raddei Dresser, L. elaeagni Suschkin, L. infuscatus Suschkin; L. phoenicuroides pseudocollurio Suschkin, L. collurio velizhanini Buturlin; L. dichrourus Menzb.): в районе Зайсана и Тарбагатая такие гибриды составляют подавляющее большинство среди местных жуланов.

Между областями, занятыми пеночками Hippolais caligata caligata (широко распространенной в восточной Европе и Зап. Сибири) и H. c. rama (свойственной Туркестану, Ирану, Белуджистану, Афганистану, Индии), идет широкая полоса (от низовьев Сыр-Дарьи и пустыни Казыл-Кум до Северной Монголии и Танну-Тувы на востоке, к югу до Джунгарии, Тарбагатая Семиречья), где встречаются — отчасти вместе с типичными птицами—экземпляры со смешанными в различной степени признаками обеих рас (20). Они были описаны Н. А. Зарудным как особый вид H. enigmatica, а П. П. Сушкиным—как особая раса annectens, но являются очевидно лишь H. c. caligata, H. c. rama. Пеночки рас Phylloscopus collybita abietinus и Ph. c. fulvescens, свойственные первая—восточной Европе, а вторая—Западной Сибири, дают в промежуточной полосе в Приуралье форму смешанного характера, где различные переходные особи встречаются вместе с типичными (так называемые Phylloscopus collybita riphaea—20, 65).

У дроздов T. ruficollis ruficollis и T. ruficollis atrogularis, из которых первый гнездится в районе восточного Алтая, Саяна и Танну-Ола, а второй—от Приуралья до Тянь-Шаня, Алтая и Енисея, на крайнем востоке ареала второй формы и на крайнем северо-западе первой, а именно в бассейне верховьев Нижней Тунгузки, происходит свободное скрещивание (84; о гибридах между этими формами см. также 44, 49). Такое же явление имеет место в южной части ареала темного дрозда T. naumanni eunomus, распространенного в таежной полосе Северной Сибири от бассейна Таза на западе до Индигарки, Колымы, Камчатки; сюда проникает распространенный к югу рыжий дрозд T. n. naumanni (27, 38, 87, 91, 92 и др.) и отсюда повидимому и происходят известные из различных районов Восточной Сибири гибриды между этими двумя расами, которых большинство авторов [Хартерт (19), Бианки (2)] неосновательно считает за особые виды; сомнение в их видовой самостоятельности высказал впервые Ренш (50), подробный результат изучения морфологии и распространение этих форм — у Дементьева (6).

Кавказские горихвостки — чернушки Phoenicurus ochruros Gm. являются популяцией со смешанными признаками между северoперсидской формой ochruros Gm. (быть может даже среднеазиатской phoenicuroides и южноевропейской gibraltariensis), причем среди них попадаются иногда особи с „чистыми“ признаками одной из этих форм.

Среди филинов такие популяции „гибридного“ характера известны из двух районов: из Башкирского Приуралья (б. уезды Белебеевский, Уфимский и Бузулукский), где так называемый Bubo bubo baschkirikus по всей видимости есть B. b. ruthenus, B. b. sibiricus или помесь между западносибирской и восточноевропейской расами; и из Тарбагатая, Саура, южного Алтая (Сайлюгемский хребет), Гобийского Алтая, где встречается филин (B. b. zaissanensis Hachl.), соединяющий в себе признаки двух форм: среднесибирского B. b. yenisseensis и тяньшанского B. b. auspicabilis. Быть может такое предположение можно высказать и в отношении кавказских домовых сычей (Athene noctua), комбинирующих в себе признаки восточноевропейской и персидско-кавказской формы. Из хищных птиц в северо-восточных частях Киргизии и юго-восточном Казакстане (Тянь-Шань, Александровский хребет, у Зайсана и в Тарбагатае) встречается популяция коршунов (Milvus korschun), носящая признаки гибридного происхождения от западной, европейской расы коршуна (M. k. korschun) и сибирской (M. k. lineatus gray, 9, 12). Широко известен наконец пример смешанной популяции между западноевропейской и восточноевропейско-сибирской расами.

Buteo buteo buteo L. и B. b. vulpinus Gloger, также носящие следы гибридизации экземпляры, получившие название B. vulpinus intermedius, известны из Украины, Бессарабии, Румынии и Черногории (46, 72).

Приведенный выше перечень указывает, что гибридные расы и популяции среди птиц восточной Палеарктики не слишком редки. Прежде чем перейти к некоторым общим выводам из приведенных тут случаев, надо упомянуть, что известны и „единичные“ гибриды между двумя географическими формами одного вида [например между сибирским и седоголовым щеглом Carduelis carduelis maior и C. c. „caniceps“ (157, 61), между плисками M. flava beema и M. f. lutea (62); между трясогузками M. alba dukhun nsis и M. a. personata (31), наконец между обыкновенной и белошапочной овсянкой—E. citrinella erythrogenys и E. c. leucocephalos (41, 57, 59); последних гибридов известно большое количество и здесь быть может мы имеем дело с особой популяцией, локализованной в районе Тарбагатая и Зайсана].

Отмеченные здесь случаи обладают рядом сходных черт. Все упомянутые формы занимают сравнительно небольшую площадь — по сравнению с ареалом соответствующих основных рас незначительную и совершенно ничтожную в отношении общей площади ареала вида. Принимаемые нами за гибридные популяции отличаются чрезвычайно развитой амплитудой изменчивости; они вариируют между характерными для двух соседних „основных" рас типами; некоторые особи неотличимы от этих типов, другие более или менее приближаются к одному или другому. В области, занятой такими популяциями, иногда прерывается и во всяком случае отсутствует постепенная градация в изменении признаков, так что эти популяции никак не могут считаться за обычные „переходные" группы.

С точки зрения географической большой интерес представляет локализация этих популяций. Как видно из предыдущего, они сосредоточены в определенных районах восточной Палеарктики (я не касаюсь здесь других территорий): в Приуралье на стыке европейской и сибирской фауны; у Енисея, где встречаются восточносибирские и западносибирские элементы; в северном Туркестане и южных Казахстанских степях; в районе Тарбагатая и Зайсана, в зоне, переходной между сибирской и туркестанской фаунами; наконец на Кавказе. К вопросу о зоогеографическом значении этого явления мы вернемся несколько ниже. Здесь только надо еще раз подчеркнуть, что во всех перечисленных выше случаях географическая изоляция двух рас явилась нарушенной, но половая аверсия еще не наступила и физиологическая близость сохранилась; можно полагать, что в этих случаях гибридные расы произошли от встречи в одном ареале представителей двух возникших изолированно форм и что самая встреча эта является, так сказать, „вторичным явлением".

Перейдем теперь к рассмотрению другой категории случаев, а именно тех, когда две географических расы одного вида, встречаясь в одном и том же районе, держат себя в отношении физиологического критерия как два отдельных вида, т. е. у них проявляется уже половая аверсия.

В новейших работах по теоретической систематике (Ренш, 51, 54)[1] для континентальной фауны указывается обычно в качестве примера такого пограничного между видом и географической расой случая на распространение двух форм большой синицы Parus maior maior L. и Parus maior minor Temmicki. Будучи связанными в южной части ареала вида непрерывной цепью постепенных морфологических изменений, синицы эти на крайнем востоке области P. m. maior и на крайнем западе области P. m. minor, в районе среднего течения реки Амур до устья Буреи до Хабаровска, гнездятся бок о бок, не давая помесей и сохраняя в чистоте свои подвидовые особенности (69). Английские орнитологи (18, 26, 75) указывают на совместное (или очень близкое?) гнездование двух форм камышевой овсянки толстоклювой Emberiza schoeniclus reiseri Hartert и тонкоклювой Emberriza schoeniclus intermedis Degland—на Балканском полуострове.

Изучение распространения птиц в СССР и сопредельных стран показывает, что для континентальной фауны можно привести еще ряд случаев аналогичного характера. В равнинных частях Туркестана—от Закаспийского края до Кизыл-Кумов—распространен мелкий пустынный ворон Corvus corax ruficollis Lesson, свойственный еще Сахаре, Тунису, Аравии, Палестине, Ирану и Белуджистану. С ним местами встречается другая, более крупная раса ворона Corvus corax subcorax

[1] По этому вопросу см. также 21, 52, 53.

Severtzow, находящая здесь северо-западный и западный предел своего распространения. В Средней Азии на гнездовье сталкиваются две формы сороки. Из них Pica pica bactriana Bonaparte занимает область от Перми, Вятки, Воронежа и Астрахани на западе до степей Казахстана, предгорий Тарбагатая и равнинного Туркестана на западе. Другая географическая раса Pica pica hemileucoptera Stegmann распространена на восток и север от предыдущей — от Оби до верхней Лены, северо-западной Монголии, Кашгарии и горного Туркестана (68). Фактически в одном ареале в Туркестане встречаются таким образом две формы.

В северо-западной Монголии аналогичный пример видим в группе овсянок: здесь в равнинах распространена Emberiza pallasi lydiae Portenko, а в горах Emberiza pallasi montana Suschkin (45, 32).

В Туркестане перекрываются области распространения широко распространенной в Сибири расы обыкновенного жаворонка Alauda arvensis cinerascens Ehmke и индийского жаворонка Alauda arvensis inconspicua Severtzow. Одна из форм находит здесь южный, а другая — северный предел своего ареала. Южные части ареала малого жаворонка Calandrella pispoletta pispoletta Pallas захватывают северо-западную часть низменного Туркестана — нижнее и среднее течение Сыр-Дарьи, к югу до северо-западных отрогов Кара-Тау. Здесь же вместе с этой расой встречается южная форма C. p. leucophaea Severtzow (66).

Среди трясогузок таких примеров в фауне восточной Палеарктики несколько. Область распространения желтой плиски Motacilla flava lutea Pallas, покрывающая крайний юго-восток Европы (от Куйбышева и южных частей Башкирии) до Казахстанских степей, к востоку до Семипалатинска и Калбинского Алтая, в значительной мере совпадает с ареалом Motacilla flava beema Sykes (20, 82); изредка между этими формами прокидываются даже гибриды, хотя о „гибридной" расе в данном случае говорить не приходится. Несколько перекрытий ареалов, детали которых впрочем еще не вполне выяснены, встречаются и среди географических рас белой трясогузки (22, 25, 55, 78, 82, 85). Наиболее известным является перекрытие ареалов Motacilla alba dukhunensis Sykes и Motacilla alba personata Gould у Иртыша, верховьев Оби и в Алтае; особенно резко совместное нахождение этих двух форм трясогузок бросается в глаза в северо-западном Алтае, хотя обе формы были найдены и у Телецкого озера (где впрочем заметно резко преобладание M. a. personata).

Менее изучено перекрытие ареалов белых трясогузок в бассейнах Енисея и Лены; в сводке о распространении птиц в Приенисейской Сибири А. Я. Тугаринова (89) для Киренского зоогеографического участка, к северу от Байкала, указываются 4 формы:—M. a. dukhunensis Sykes, M. a. baicalensis, M. a. personata и M. a. ocularis; для Вилюйского зоогеографического участка—3 формы:—M. a. dukhunensis, M. a. baicalensis и M. a. ocularis, наконец для бассейна Нижней Тунгузки и Таймыра—2 формы:—M. a. ocylaris и M. a. dukhunensis. Эти данные однако нуждаются еще в серьезной проверке, для которой у меня нехватало коллекционного материала; быть может часть из этих указаний должна быть отнесена за счет индивидуальной, а не географической изменчивости.

Две формы снигиря — Pyrrhula pyrrhula pyrrhula L. и серобрюхая раса P. p. cineracea—встречаются вместе в пограничной полосе своих ареалов, в южной части Средней Сибири — в Саянах и Минусинском крае, где в виде крайне редких исключений дают даже помеси (1, 69, 80, 82).

На нижней Сыр-Дарье южная пограничная полоса ареала дроздовидной камышевки Acrocephalus arundinaceus Sarudnyi Hartert покрывает северную часть ареала заменяющей ее в Туркестане расы Acrocephalus arundinaceus brunnescens Jerdon. Варакушка Luscinia suecica pallidogularis Sarudny, распространенная от Куйбышева и Башкирии до Тарбагатая, Зайсана, Балхаша, в Туркестане встречается с другой расой L. s. tianshanica Tugarinow, но, в то время как первая форма свойственна преимущественно низменностям, вторая занимает горные районы (88).

В районе Центрального Тянь-Шаня совпадает ареал представителя европейско-сибирской группы больших пестрых дятлов Dryobates maior tianshanicus Buturlin с представителем тонкоклювых среднеазиатских пестрых дятлов D. m. leptorhynchus Severtzow. В пределах того же вида—большого пестрого дятла—в Закавказье сходятся края ареалов кавказской расы, близкой к европейской группе, D. m. tenuirostris Buturlin и близкой к сирийско-персидско-малоазиатской группе формы D. m. transcaucasicus But (размер статьи не позволяет мне подробнее коснуться вопроса о взаимоотношениях различных форм в сложной группе больших пестрых дятлов, которым посвящена особая работа—8, см. также 4, 56).

В Тарбагатае по исследованиям Сушкина, козодои Caprimulgus europaeus zarudnyi Hartert и C. e. unwini встречаются в одной области, но первый—в горах, а второй—в низинах, точно так же очень близко сходятся эти расы в северной Монголии (78, 31).

Факт совместного гнездования клуши Larus argentatus fuscus L. и серебристой чайки Larus argentatus argentatus Pontopp. в районе Балтийского моря, в Скандинавии и у Белого моря был известен давно, но после того как в замечательном исследовании Б. К. Штегмана доказана принадлежность этих чаек к одному виду, явление это приобретает совершенно иной смысл и вполне подходит к категории приводимых нами в настоящей работе случаев (70).

Снежный гриф Gyps fulvus himalayensis Hume, находящий в Туркестане западный предел своего распространения, встречается здесь (как и в Западных Гималаях) вместе с белоголовым грифом Gyps fulvus fulvus Hablizl; между этими формами однако есть разница в отношении вертикального распространения (по наблюдениям Н. А. Северцова—63, 64 и др.). В Ленкоранском районе на гнездовье Е. П. Спангенбергом обнаружены и европейская и туркестанская раса ястреба тювика, и Accipiter badius brevipes Severtzow, и A. b. cenchroides Severtzow (13).

Среди соколов на Алтае, Тарбагатае, Саяне и центральном Тянь-Шане на гнездовье совместно встречаются Falco gyrfalco altaicus Menzb. и saceroides Menzbier (5). В Туркестане спорадически встречается индийский балобан или лаггар (Falco gyrfalco jugger Gray) в области распространения F. g. saceroides Menzb. (впрочем пока известен только один коллекционный экземпляр лаггара из Туркестана, а именно самка, добытая 8 мая 1878 г. В. Руссовым у Чиназа; хотя Н. А. Зарудный (58) и ссылается на то, что лаггар гнездится в разных местах Ферганы и быть может в Кара-Тау, но в его коллекции таких экземпляров не сохранилось и позднее никто из зоологов лаггара в Туркестане не добывал).

Последний пример частичного совпадения ареалов двух рас одного вида в нашей фауне—совместное обитание на северо-востоке Сибири от Индигирки до Анадыря полосатых гагар: восточносибирской

Cavia arctica viridigularis Duight. и американской G. a. pacifica Lawrence[1].

Подводя итог перечисленным выше случаям совпадения ареалов, надо прежде всего отметить их основные общие черты.

Морфологические признаки обеих встречающихся вместе форм указывают на то, что они несомненно принадлежат к одному видовому комплексу Морфологические (в том числе и цветовые, так как окраска птиц, зависящая от наличия тех или иных пигментов, есть в сущности также морфологический элемент) различия между этими расами относятся к категории тех признаков, которые в пределах данного вида варииpуют географически.

Различия между двумя обитающими вместе формами сглаживаются ввиду наличия в пределах данного вида цепи промежуточных типов. причем очень часто (но не всегда) две встречающиеся вместе формы являются если не крайними, то во всяком случае далеко отстоящими членами этого комплекса. Можно еще добавить что при всем этом характер и значение морфологических различий между интересующими нас географическими формами не выходят за пределы различий между другими формами этого же вида.

С точки зрения географического распространения интересующих нас форм характерно то, что совместное обитание этих рас имеет место отнюдь не на всем протяжении занимаемых ими ареалов, но по преимуществу на незначительной пограничной их части. Вместе с тем вся площадь перекрытия составляет ничтожную часть ареала вида.

Случаи совпадения ареалов двух рас наблюдаются у широко распространенных и пластичных форм, имеющих по всем вероятиям длительную и сложную историю эволюционного развития и распространения; у них дивергенция получила значительное развитие.

Наконец встреча в одном ареале двух рас в перечисленных выше случаях не приводит к образованию какой-либо гибридной расы и налицо нет вообще никаких признаков слияния этих форм. Здесь в отношении критерия видовой общности сохранилась одна морфология, географический викариат является нарушенным; более того нарушенным является и физиологический критерий свободного скрещивания рас внутри вида, так как здесь между обитающими в одном ареале формами наступила уже половая аверсия. Перечисленные случаи могут считаться поэтому яркими примерами пограничных между категориями „вид“ и „географическая раса“ форм[2].

С точки зрения систематики совместно обитающие расы, принимая во внимание совокупность всех указанных только что их особенностей, все же приходится считать за принадлежащие к одному виду: за это говорит их морфология, с одной стороны, а с другой — одно существенное теоретическое соображение. Ведь свободное скрещивание является согласно взгляду большинства современных систематиков

---

[1] Приводимые в литературе данные о совместном обитании в Туркестане двух рас сокола чеглока F. s. centralasiae But. и F. s. planicola Portenko (47), равно как и сведения о налегании ареалов у плисок M. f. flava L. и M. f. thunbergi Billb. и др. (14), основаны на недоучете амплитуды индивидуальной изменчивости у соответствующих форм и следовательно в конечном итоге - на ошибочных определениях.

[2] Следующей ступенью, когда обособление видовых комплексов уже может считаться законченным, являются те случаи, когда близкие в морфологическом отношении формы встречаются вместе на значительных пространствах ареалов, сохраняя в чистоте свои морфологические особенности; в качестве примеров можно привести соловья Luscinia megarhynchos megarhynchos и Luscinia luscinia, мухоловок Muscicapa albicollis и Muscicapa hypoleuca, дроздов Turdus musicus, с одной стороны, и T. naumanni и eunomus — с другой. T. pilaris и T. ruficollis и atrogularis, поганок Colymbus auritus и C. nigricollis

свойством ближайших по географическому распространению и морфологическим чертам рас. Постепенное угасание этого свойства по мере дивергенции является поэтому возможным и внутри рамок вида [в частности оно установлено опытным путем в отношении некоторых птиц, в частности фазанов 90), а для некоторых насекомых доказана (3) невозможность взаимного оплодотворения для представителей крайних рас]. Между тем с точки зрения морфологической встречающиеся вместе расы отнюдь не являются ближайшими, а далеко отстоящими и в некоторых случаях крайними вариантами. К тому же и возникнуть эти расы могли в отдаленных, а не в смежных районах, в районах с различными экологическими условиями, повлиявшими на биологические особенности данных форм. Несомненноо, чт и биологическая характеристика различных географических рас одного и того же вида может быть весьма различной (пение, повадки и т. п. различных рас птиц).

Отсутствие тенденции к свободному скрещиванию в интересующих нас случаях может быть объяснено в известной степени и экологической изоляцией[1] обитающих вместе рас, вызывающей изоляцию физиологическую. В ряде случаев мы имеем дело с горными формами, с одной стороны, и равнинными—с другой; такое соотношение наблюдается например у сорок Pica pica hemileucoptera Stegm. и P. p. bactriana Bonaparte, Emberiza pallasi montana Suschkin и E. p. lydiae Portenko, Luscinia suecica tianshanica Tugarinow и L. s. pallidogularis Sarudny, Caprimulgus europaeus Sarudnyi Hart. и C. c. unwini.

Иногда это различие менее резко и сводится лишь к обитанию различных зон высоты, например у F. gyrfalco altaicus Menzb. и F. g. saceroides Menzb. или у Gyps fulvus himalayensis и G. f. fulvus. Есть и иные различия в занимаемых стадиях: например Galandzella pispoletta pispoletta Pall. встречается среди травянистой (полынной) степи, а C. p. leucophaea Sew.—среди такыров.

Все же эти экологические отличия не меняют основной стороны явления—частичного совпадения ареалов двух форм одного вида (при утрате этими формами склонности и возможности к свободному скрещиванию).

Объяснение происхождения перечисленных здесь случаев, пограничного между категориями „вид“ и „географическая раса“ характера, следует искать в одном направлении. Здесь должны действовать причины исторического порядка, а само явление должно рассматриваться в качестве результата встречи двух „разошедшихся“ (т. е. возникших в изолированных районах) форм одного и того же вида. Это явление носит „вторичный“ характер. Объяснение это относится и к тем из указанных выше форм, которые в настоящее время разобщены экологическими условиями, так как причины этого разобщения, равно как и современного совместного их нахождения в одном ареале, следует искать в истории соответствующих (горных, пустынных, таежных и др.) биоценозов и отдельных входящих в эти биоценозы форм. Эти встречи раздельно обособившихся рас могли произойти и в порядке общих смещений и передвижений различных фаун, и в порядке колебаний границ ареалов отдельных форм. Характерно однако, что все исключения из обычных критериев вида и подвида имеют определенную локализацию: они приурочены к районам, в которых происходила по всем вероятиям встреча разнообразных фаунистических элементов (Средняя Сибирь, Туркестан, Тарбагатай, Приуралье, Кавказ),

[1] Значение экологической изоляции в биологии птиц очень велико — теоретически это было обосновано Говардом (23, 24); см. также 39, 48.

районам, современная фауна которых носит явственно гетерогенный характер, и слагалась в результате сложных перемещений в течение длительного периода времени. Условия, вызвавшие современное распространение интересующих нас форм, в значительной мере могут быть сведены к постплиоценовым изменениям климата.

В заключение несколько общих замечаний. Колеблют ли приведенные здесь случаи (их несколько больше 4% во всей фауне птиц СССР) общее значение географического и физиологического критерия? На это конечно приходится дать отрицательный ответ. Наоборот, лишь применение этих критериев дает возможность проанализировать эти случаи, так как при чисто морфологическом подходе все их особенности остались бы вне поля зрения исследователя. Вместе с тем разобранные здесь явления конкретно указывают на относительность границ между основными систематическими категориями „вид" и „географическая раса" (подвид) и тем самым представляют интерес не только с точки зрения систематики, но и для общей теории эволюции.

Остается добавить о зоогеографическом значении разбираемых здесь вопросов. Наличие гибридных рас и частичные совпадения ареалов двух рас одного вида служат для зоогеографа показателем сложности образования тех фаунистических комплексов, где таковые встречаются, и позволяет анализировать различные наслоения в этих комплексах. Более того, не будет ошибкой сказать, что такие своеобразные ареалы дают возможность установить основные районы и направления послетретичных перемещений различных элементов палеарктической фауны.

ЛИТЕРАТУРА

1. Bianchi, Известия Академии наук (*5*) *25*, 159—198, 1907. — 2. Bianchi, Известия Академии наук (*6*), 509—584, 1923 (1921). — 3. Born, Carabus monilis und seine Formen Insektenbörse, 21 Jahrg., 1—16, 1904; 1—10, 1905. — 4. Бутурлин, Орнитол. вестник, 191—203, 1910. — 5. Dementiev, Falco altaicus, essai d'une monographie systématique, Alauda, 132—166, 1933. — 6. Dementiev, La distribution géographique de certaines espèces paléarctiques au point de vue de quelques questions générales de systématique (доклад VIII Международному орнитологическому конгрессу в Оксфорде, 1934), в печати. — 7. Дементьев, Материалы к познанию авифауны Вологодского Севера, Бюлл. Моск. общества испытателей природы, 289—302, 1934. — 8. Dementieff, Sur la variabilité géographique de Dryobates major L. Alauda, 428—451, 1934. — 9. Dementiev in Buturlin et Dementiev, Systema Avium Rossicarum, 1933, pp. 461—464 (F. peregrinus), 465—466 (gyrfalco), 477 (F. naumanni), 485—487 (M. Korschun); v. 3, pp. 731 (Corvus corone), 740 (G. glandarius), 1933. — 10. Dementiev, Etudes sur la variations de Falco peregrinus Tunst, L'oiseau et la Rev. Fr. d'Ornith., 176—488, 1934. — 11. Dementiew, Über die geographische Variation der ostpaläarktischen Wanderfalken, Falco, 3—4, 1933. — 12. Дементьев Г. и Дементьев Д., Труды Киргизского научно-исследовательского института, *1*, № 2, 19—22, 1930. — 13. Дементьев и Спангенберг, Accipiter badius cenchroides в Закавказье. Сборник трудов зоологического музея при МГУ, *2* в печати). — 14. Domaniewski, Systematik und geographische Verbreitung der Gattung Budytes, Ann. Zool. Mus. Pol. Hist. Natur, *6*, 85—125, 1925. — 15. Доманевский, Орнитол. вестник, 66—77, 1915. — 16. Geyr von Schweppenburg, Zool. Jahrbücher, Abt. f. System., *49*, 131—196, 1924. — 17. Geyr von Schweppenburg, Verhandl. VI Intern. Ornith. Kongresses in Kopenhagen, 84—88, 1929. — 18. Harrison, The Ibis, 1933, 513—514; 206—208, 1934. — 19. Hartert, Die Vög. d. Pal. Fauna, 1910—1923. — 20. Hartert und Steinbacher, Die Vög. d. Pal. Fauna, Ergänzungsband, 1933/34. — 21. Hartert und Stresemann, Grenzfälle des Artbegriffes, Journ. f. Ornith., *75*, 433—443, 1927. — 22. Hesse, Mitteil. Zool. Mus. Berlin, *6*, 431—432, 1913. — 23. Howard, An introduction to the Study of Birds Behaviour. 1929. — 24. Howard, Territory in Bird Life, 1920. — 25. Johansen, Verhandl. Ornith. Gesellsch. Bayern, 228—229, 1922. — 26. Jourdain, The Ibis, 781—782, 1933. — 27. Иванов, Птицы Якутского округа, 129—130, 1929. — 28. Kleinschmidt, Formenkreis Falco Hierofalco, 16—18, 1901. — 29. Kleinschmidt, Falco peregrinus, 1912—1927. — 30. Koeltz, On the collection of Gyrfalcons from Greenland, The Wilson Bulletin, *41*, 207—219, 1929 — 31. Козлова. Птицы юго-западного Забайкалья, 1930. — 32. Козлова, Птицы Вы-

сокогорного Хангая, 1932.—33. Meise, Die Verbreitung der Aaskrähe, Journ. f. Ornith. 1—203, 1928.—34. Menzbier, Bull. Soc. Zool. France, 9, 261, 1884.—35. Menzbier, Falconiformes, т. VI, в. 1, Фауна России, 217—218, 1916.—36. Мензбир, Зоологические участки Туркестанского края, 1914. — 37. Мензбир, Материалы к познанию фауны и флоры Росс. имп., 10, 261—300, 1910.—38. Михель, Предварительный отчет о зоологических работах Индиг. отр Якутск экспед., 83—100, 1932.—39. Nicholson, How birds live, 1929. — 40. Перелешин, Опыт биометрического анализа понятие подвид., Русск. зоол. журн., 8, 37—71, 1928.—41. Pleske, Mem. Acad. Imp. Sci. St-Petersb., (7) 35, 1887.—42. Плеске, Орнитол. вестник, 155—170, 1911.—43. Плеске, Орнитол. вестник, 50—58, 1916.—44, Плеске, Птицы, Научные результаты экспедиции Н. М. Пржевальского, 9—15, 1889.—45. Портенко, Ежегодн. Зоол. музея Академии наук, 29, 37—81, 1929 (1928).—46. Portenko, Über den taxonomischen Wert der Formen d. Pal. Bussarde, Изв. Ак. наук СССР, ОФМ, 624—651, 707—716, 1929.—47. Портенко, Географические расы или подвиды чеглока, Известия Академии наук СССР, ОФМ, 306—309, 1930.—48. Промптов, Об экологических факторах изоляции у птиц, Зоол. журн. 13 616—628, 1934.—49. Radde, Reisen im Suden v. Ost-Sibirien, II, 1863.—50. Rensch, Abhandl. u. Berichte Mus. Tier . und Völkerk., 16, № 2, 46—47.—51. Rensch, Das Prinzip geograph. Rassenkreise und das Problem d. Artbildung, 1929.—52. Rensch, Grenzfälle von Rasse und Art, Journ. f. Ornith., 86, 222—231, 1928.—53. Rensch, Verhandl. VI Intern. Orn. Kongr. in Kopenh, 228—242, 1929.—54. Rensch, Zoolog. Systematik und Artbildungsproblem. Verhandl. Deut. Zool. Gesellsch., 19—83, 1933.—55. Залесский П. и Залесский М., Бюлл. Моск. общ. испыт. природы, 10, 145—20 , 1931.—56. Зарудный, Изв. Турк. отд. Русск. геогр. общ., 16, 83—103, 1923.—57. Зарудный и Кореев, Материалы к познанию фауны и флоры, 7, 1906, 191—195 (помесь E. citrinella и E. leucoiephalos), 202 (помесь Carduelis maior и C. caniceps).—58. Зарудный, Орнитол. вестник, 8, 1911. — 59. Зарудный, Орнитол. вестник, 91—109, 1913.—60. Зарудный, Орнитол. вестник, 91—94, 254—255, 1914.—61. Зарудный, Орнитол. вестник, 175, 1916.—62. Зарудный, Труды СПБ Общ. естествоисп., 22, прил., 27—28, 1891.—63. Северцов, Вертикальное и горизонтальное распространение туркестанских животных, 62, 112, 187. — 64. Северцов, Путешествие по Туркестанскому краю, 217—219, 1873.—65. Snigirewski, Journ. f. Ornith., 79, 60, 1931. — 66. Sppangenberg und Stachanow, Kocsag, 6, 59—66, 1931.—67. Stegmann, Die Vögel Süd-Ost Transbaikailens, Ежегодн. зоол. муз. 29, 236—237, 1929 (1928).—68. Stegmann, Die Ostpal. Elstern und ihre Verbreitung., Ежегодн. Зоол. муз., 28, 366—396, 1928 (1927).—69. Stegmann, Journal für Ornith., 1931, 156—157 (Pyrrhula), 177—180 (Parus maior), 266 (Turdus naumanni и eunomus).—70. Stegmann, Ueber die Formen der grossen Möwen, Journ. f. Ornith., 73, 340—380, 1934.—71. Stegmann, Ornith. Monatsberichte, 106—118, 1930.—72. Stresemann, Journ. f. Ornith., 295—309, 1925.—73. Stresemann, Beiträge zur Zoogeographie d. Pal. Region, 1919.—74. Stresemann, Verhandl. Ornith. Gesellsch. Bayern, 14, 139—147, 1919.—75. Stresemann und Sachtleben, Verh. Ornith. Gesellsch. in Bayern, 14, 238—239, 1920.—76. Строганов, Зоологический журнал, 13, 714—730, 1934. — 77. Сушкин, Бюлл. Моск. общ. испыт. природы, 40—41, 1925.—78. Сушкин, Список и распространение птиц Русского Алтая, 1925.—79. Сушкин, Материалы к познанию фауны и флоры, Росс. имп., 4, 243—244, 1897.—80. Сушкин, Материалы познания фауны и флоры, Росс. имп., 13, 203—210 — дятлы), 248—251 (снегири), 1914. — 81. Сушкин, Орнитол. вестник, 39—41, 1910.—82. Sushkiu, Proceedings Boston Soc. Nat. Hist., 14—15, 30—31, 1925.—83. Sushkin, Proceed. Bost. Soc. Hist., Nat. 1—32, 1928.— 4. Sushkin, On two groups of hybrids in shrikes and Thrushes. Verh. VI tern. Orn. Kongr. Kopenhagen, 382—385, 1929.—85. Ticehurst and Whistler, The Ibis, 49—50, 1932.—86. Ткаченко, Материалы к характеристике фауны Приянс ого края, 37, 44, 1932.—87. Ткаченко, Извест. Вост.-Сиб. отд. Русск. геогр. общ., 17, 1—11 (отд. оттиск).—88.
Ежегодн. Зоол. музея Академии наук СССР, 29, 6—9, 1919/20.—89. Тугаринов, Зап. Средн. Сиб. Отд. Русск. геогр общ, 1, 1927.—90. Thomas and Huxley, Journ. of Genetics, 233—246, 1927.—91. Воробьева, Ежегодн. Зоол. музея Академии наук СССР, 32, 209, 1931.—92. Воробьева, Сборник трудов Исслед. общ. Саха-Кескиле, 5, 102—121, 236, 1928.—93. Stegmann, Journal f. Ornithologie, p. 498—503, 1928.

ZUR FRAGE DER GRENZEN DER SYSTEMATISCHEN KATEGORIEN ART UND UNTERART

Georg Dementieff

Zusammenfassung

Die kontinentalen Ausnahmefälle der Regel über die geographische und physiologische Isolierung der Unterarten ein und derselben Art sind zur Zeit noch ungeklärt. Die Zahl solcher Fälle ist erheblich, desgleichen

ihre allgemeine Bedeutung für die theoretische Systematik und Zoogeographie. Sie lassen sich in zwei Kategorien einteilen.

1. Sogenannte „Mischrassen“ (im Sinne Stresemanns), d. h. Formen, die vermutlich das Resultat einer Kreuzung zweier Unterarten einer Art darstellen. Dieser Umstand weist seinerseits auf ein Zusammentreffen von Vertretern zweier Formen einer Art im gleichen Areal hin, d. h. auf eine gewisse Überschreitung des geographischen Kriteriums. In der Fauna der UdSSR sind ähnliche Fälle für folgende Arten bekannt: Garrulus glandarius; Motacilla alba, Parus cyanus, Parus major, Parus atricapillus, Remiz pendulinus (und R. macronyx), Certhia familiaris, Lanius collurio, Hippolais caligata, Phylloscopus collybitus, Turdus ruficollis, T. naumanni, Phoenicurus ochruros, Bubo bubo, Milvus korschun, Buteo buteo. Es handelt sich in diesen Fällen um hybriden Populationen, doch sind auch Fälle des Vorkommens von Hybriden-Individuen bekannt.

2. Zwei geographische Formen ein und derselben Art treffen sich in innerhalb eines Areals ohne sich zu kreuzen, d. h. sie verhalten sich wie Vertreter verschiedener Arten. In diesem Falle haben wir es bereits mit einer Überschreitung nicht nur des geographischen, sondern auch des physiologischen Kriterium's des Begriffes „Unterart“ (geographisch · Rasse) zu tun. Solche Fälle verdienen in vollem Masse die Bezeichnung „Grenzfälle zwischen Art und Rasse.“ In der Literatur betreffs Fauna der UdSSR wird gewöhnlich das vereinte Vorkommen im Gebiet des Amur-Mittellaufes zweier Kohlmeisen-Formen angeführt: Parus major major und Parus major minor. Doch finden wir ähnliche Erscheinungen auch bei folgenden Arten: Corvus corax, Pica pica, Emberiza pallasi, Alauda arvensis, Calandrella pispoletta, Motacilla flava, M. alba, Pyrrhula pyrrhyla, Acrocephalus arundiinaceus, Luscinia Svecica, Dryobates major, Caprimulgus europaeus, Larus fuscus (incl. argentatus Gruppe), Gyps fulvus, Accipiter badius, Falco gyrfalco (incl. cherrug-Gruppe), Gavia arctica.

In allen diesen Fällen weisen die morphologischen Merkmale der zusammen vorkommenden Formen zweifellos auf eine Zugehörigkeit zu ein und demselben Formenkomplex (Art) hin. Die Unterschiede sind der Kategorie einzureihen, die in den Grenzen der entsprechenden Art geographisch variieren. Das gemeinschaftliche Vorkommen zweier Unterarten ist keineswegs auf der ganzen Strecke der von ihnen bewohnten Areale zu beobachten, sondern nur auf gewisse Teile derselben. Das Gebiet der Transgression betrifft einen verschwindenden Teil der Arealfläche der Art.

In einigen dieser Fälle besteht zwischen gemeinschaftlich vorkommenden Formen eine ökologische Isolation, jedoch die das Wesentliche dieser Erscheinung (das teilweise zusammentreffen von Arealen zweier Formen einer Art) nicht berührt. Es muss die Erklärung der Herkunft dieser Fälle darin gesucht werden, dass hier eine Begegnung zweier getrennt entstandener Formen ein und derselben Art erfolgte. Diese Erscheinung trägt somit einen sekundären Charakter und ist in der Geschichte der entsprechenden Biozönosen und einzelner, diesen Biozönosen angehörender Formen begründet. Die Verbreitung dieser Fälle ist ebenfalls sehr charakteristisch: sie finden sich in Gebieten, in denen eine Vermischung verschiedener Faunenelemente stattgefunden hat (Mittel-Sibirien, Tarbagatai, Turkestan, Ural, Kaukasus), und deren Fauna das Ergebnis komplizierter Veränderungen während beträchtlicher Zeitperioden darstellt.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XV 1936 г. ВЫП. 1

О НЕКОТОРЫХ ЗАКОНОМЕРНОСТЯХ РАСПРОСТРАНЕНИЯ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ПО ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ СССР

Б. А. Кузнецов

I часть

ВВЕДЕНИЕ

Правильно понять современное распространение какого-либо животного можно лишь тогда, когда будут учтены три основные фактора: 1) историческое развитие данного участка земной коры, 2) современное распределение на нем экологических условий и 3) влияние на местную фауну человека. Но совершенно ясно, что степень влияния каждого из этих факторов на формирование современных ареалов различных видов животных в различных частях нашей планеты будет далеко не одинаковой.

В районах, территория которых разделена морями, пересечена горными хребтами, изрезана руслами больших рек и другими непреодолимыми для большинства животных препятствиями, особое значение при формировании фауны этого района и расселении отдельных ее видов приобретает фактор исторический. Возникнув в какой-либо одной части данного района или попав сюда из соседнего района, определенная форма (вид или подвид) животного не может расселиться по всей территории этого района, хотя на большей части этой территории и имеются вполне подходящие экологические условия.

Напротив, в районах, где расселению животных не мешают какие-либо непреодолимые для их продвижения препятствия, виды распространяются по всей территории района, где они находят подходящие для себя условия существования; в таких районах современное распространение различных видов животных в первую очередь зависит от распределения экологических условий.

По отношению к фауне млекопитающих Европейская часть СССР безусловно является районом второй категории. Ее безбрежная равнина не несет на своей поверхности каких-либо непреодолимых для большинства Mammalia препятствий к их расселению, благодаря чему эти виды смогли свободно расселиться по всей территории описываемой области, где имеется наличие необходимых условий существования. Это обстоятельство делает Европейскую часть СССР крайне интересным районом для изучения зависимости распространения млекопитающих в зависимости от распределения физико-географических условий.

Между тем эта зависимость до настоящего времени не подвергалась еще достаточно углубленному исследованию. Пополнить этот

пробел и являлось задачей настоящей работы. Основой ей послужил обширный каталог всех указанных в зоологической и охотничьей литературе мест нахождения различных видов млекопитающих фауны Европейской части СССР. Список использованных мной литературных источников содержит более 850 наименований. Кроме того много ценных сведений о нахождении различных видов млекопитающих в разных районах описываемой области было сообщено мне Б. М. Житковым, С. И. Огневым, А. Н. Формозовым, В. Г. Гептнером, Н. М. Дукельской, В. В. Стахановым, Калабуховым, Б. П. Мантейфелем и рядом других лиц, которым приношу мою благодарность.

Каждое из найденных в литературе или сообщенных вышеперечисленными лицами указаний на место нахождения особей разных видов млекопитающих на территории Европейской части СССР заносилось на отдельную для каждого вида зверя карточку с отметкой источника и его автора. Одновременно это же место нахождения отмечалось точкой под номером на карте Европейской части СССР отдельно по каждому виду.

Граница ареалов вычерчивалась путем соединения наиболее удаленных от центра ареалов к северу, западу, югу и востоку нанесенных на карту мест нахождения данного вида, причем если два соседних пункта последних были расположены менее чем на 300 км, то они соединялись сплошной линией, если больше—пунктиром.

Сравнивая границы ареалов различных видов друг с другом и сопоставляя их с границами различных физико-географических (климатических, почвенных и геоботанических) областей, я делал выводы о зависимости распространения отдельных видов млекопитающих и их комплексов от распределения экологических условий.

К сожалению размер статьи не позволил привести список всех мест нахождения различных видов Mammalia по Европейской части СССР и я был принужден ограничиться нанесением наиболее удаленных на север, юг, запад или восток пунктов нахождения различных форм на приложенные ниже карты прохождения отдельных синперат.

ГЛАВА I

ОБЩИЕ ГРАНИЦЫ АРЕАЛОВ РАЗЛИЧНЫХ ВИДОВ МЛЕКОПИТАЮЩИХ СИНПЕРАТЫ

Если мы будем вычерчивать карты ареалов различных видов Mammalia фауны Европейской части СССР и затем сравнивать их друг с другом, то нам невольно бросится в глаза, что нередко границы областей распространения целого ряда видов, относящихся подчас к совершенно различным систематическим группам, совпадают на большем или меньшем своем протяжении с удивительной точностью. Подобное совпадение границ ареалов различных видов млекопитающих позволяет провести на территории Европейской части СССР ряд линий общих границ распространения разных форм млекопитающих. Подобные линии мы предлагаем назвать синператами.

Эти синператы пересекают описываемый район преимущественно в двух направлениях. Некоторые из них идут с севера на юг, слагаясь из западных границ ареалов одних видов и восточных пределов распространения других форм. Большинство же синперат тянется с запада на восток и образовано южными и северными границами областей распространения ряда видов.

Дадим краткое описание отмеченных нами линий синперат, пересекающих Европейскую часть СССР.

I. Первая общая граница (синперата № 1) проходит по районам, фауна млекопитающих которых к сожалению до настоящего времени остается изученной чрезвычайно слабо. Поэтому эта линия может быть намечена только в самых общих чертах, и в дальнейшем при более детальном изучении фауны этих далеких северных окраин направление ее возможно будет несколько изменено.

Начинаясь на южном берегу Варангер-фиорда, эта общая граница идет по направлению к г. Коле, спускается по р. Коле к оз. Имандре с тем, чтобы, обогнув с юга тундры Хибинских гор восточнее, опять подняться несколько к северу; далее на восток эта линия идет вдоль Мурманского берега на расстоянии 100—125 км от него по направлению к острову Сосновцу у Терского берега. На восток от гирла Белого моря изучаемая общая граница распространения проходит от устья р. Мезени несколько севернее течения рек Пезы и Цильмы, пересекает р. Печору ниже п. Усть-Цильмы и идет вдоль правого берега этой реки к Усть-Усе и далее по верховьям северных притоков р. Усы к Полярному Уралу, который пересекает где-то между 64 и 65° северной широты.

Указанная линия служит южной границей распространения песца (Vulpes lagopus L.) на всем ее протяжении и трех видов леммингов: (Lemmus lemmus L. на протяжении Кольского полуострова и Lemmus obensis Br. и Dicrostonyx torquatus L. на протяжении к востоку от гирла Белого моря) и северной границей распространения белки (Sciurus vulgaris L.) на всем протяжении, летяги Pteromys volans L.)— то же, бурундука (Eutamias asiaticus Gm) на протяжении от Белого моря до Урала, куницы лесной (Martes martes L.) на всем протяжении, рыси (Lynx lynx L.) на всем протяжении.

Наиболее удаленные к югу места нахождения песца и леммингов и наиболее северные пункты, где были найдены белка, летяга, бурундук, куница и рысь, нанесены на карту 1.

Кроме того эта линия возможно служит также северной границей распространения крота (Talpa europaea L.), который найден под Усть-Цильмой[1] и у Зумях-Ньяра на Северном Урале под 64° северной широты[2] и норки (Lutreola lutreola L.), которая найдена в южных районах Кольского полуострова[3], в Карелии[4], на р Кулое у с. с. Соянны и Карьеполя[5], в Ижмо-Печорском у.[6] и на р. Печоре на север до 65° северной широты.

II. Вторая из отмеченных мной линией общих границ (синперата № 2) проходит по районам, маммалиофауна которых изучена несколько более подробно, чем областей, по которым тянется первая, только что изученная нами линия. Но все же очень возможно, что дальнейшее изучение фауны млекопитающих наших северных областей несколько изменит направление этой линии общих границ.

Начинаясь на Финляндской границе, изучаемая линия проходит несколько севернее г. Петрозаводска к Онежскому озеру, спускается по р. Вытегре к Белому озеру, откуда идет, пересекая Вологодский край на широте г. Кадникова, к Чухломским лесам. Дальше на восток она тянется приблизительно по 59° северной широты к Богословскому Уралу, проходя несколько севернее г. Халтурина (прежде Орлов), Кирова, Слободского и Перми.

---

1 Данные В. В. Васнецова.
2 Hofmann, Der nördliche Ural etc., S. P. B., 1856.
3 Фалкенштейн, Звери и птицы Ленингр. г. и охота за ними Лен., 1931.
4 Юргенсон и Норпе, Серия пушных зверей СССР, М., 1932.
5 Житков и Бутурлин, По Северу России, Землеведение, 1901.
6 Федорушкин, Охотнич. промысел в Ижмо-Печорском у., ж. Охотник, 1928.

Означенная линия служит на всем своем протяжении северной границей распространения: 1) зайца-русака (Lepus europaeus Pall.), 2) полевой мыши [Mus (Apodemus) agrarius Pall], 3) мыши малютки [Mus (Micromus) minutus Pall], 4) обыкновенной полевки (Microtus arvalis Pall), обыкновенного ежа (Erinaceus europaeus L.), хорька (Putorius putorius L).

Совпадение северных границ областей распространения этих видов ясно видно на карте 2, где нанесены наиболее удаленные на север из известных пунктов нахождения указанных животных.

III. Третья из отмеченных мной общих границ ареалов распространения различных млекопитающих тянется с запада на восток, от Полесья к Южному Уралу, проходя по центральным районам Европейской части СССР. Начинаясь на Польской границе около Новгорода-Волынского, она тянется сначала по территории Украины через г. Житомир и Радомысл к г. Киеву и далее по нижнему течению р. Десны и вдоль р. Сейма вплоть до границы Курской области. Отсюда она сворачивает круто к северу, следуя приблизительно по границе Западной и Курской области и проходя следовательно около городов Рыльска, Дмитриева, Карачева и Болхова к Калуге, где снова принимает восточное направление, проходя вдоль долины р. Оки, уже по территории Московской области вплоть до устья р. Цны. Отсюда описываемая граница резко спускается вдоль течения последней реки на юг почти до Тамбова, с тем чтобы несколько восточнее вновь подняться круто к северу вплоть до р. Оки у Мурома, чтобы следовать затем по долине последней к Горькому и далее по р. Волге до Казани. От Казани она продолжается прямо на восток, пересекает около г. Мамадыша р. Каму и следует далее на восток вдоль течения этой реки до г. Оханска; отсюда идет на восток через Кунгур к Красноуфимск, поворачивает к югу и выходит к р. Белой близ Уфы, откуда поворачивает по течению последней на юг и к южной оконечности Уральского хребта, огибает последнюю южнее г. Зилаира и затем по восточным склонам хребта вновь поднимается к северу вплоть до г. Шадринска, где, принимая снова восточное направление, уходит в пределы Сибири.

Данная синперата совпадает:

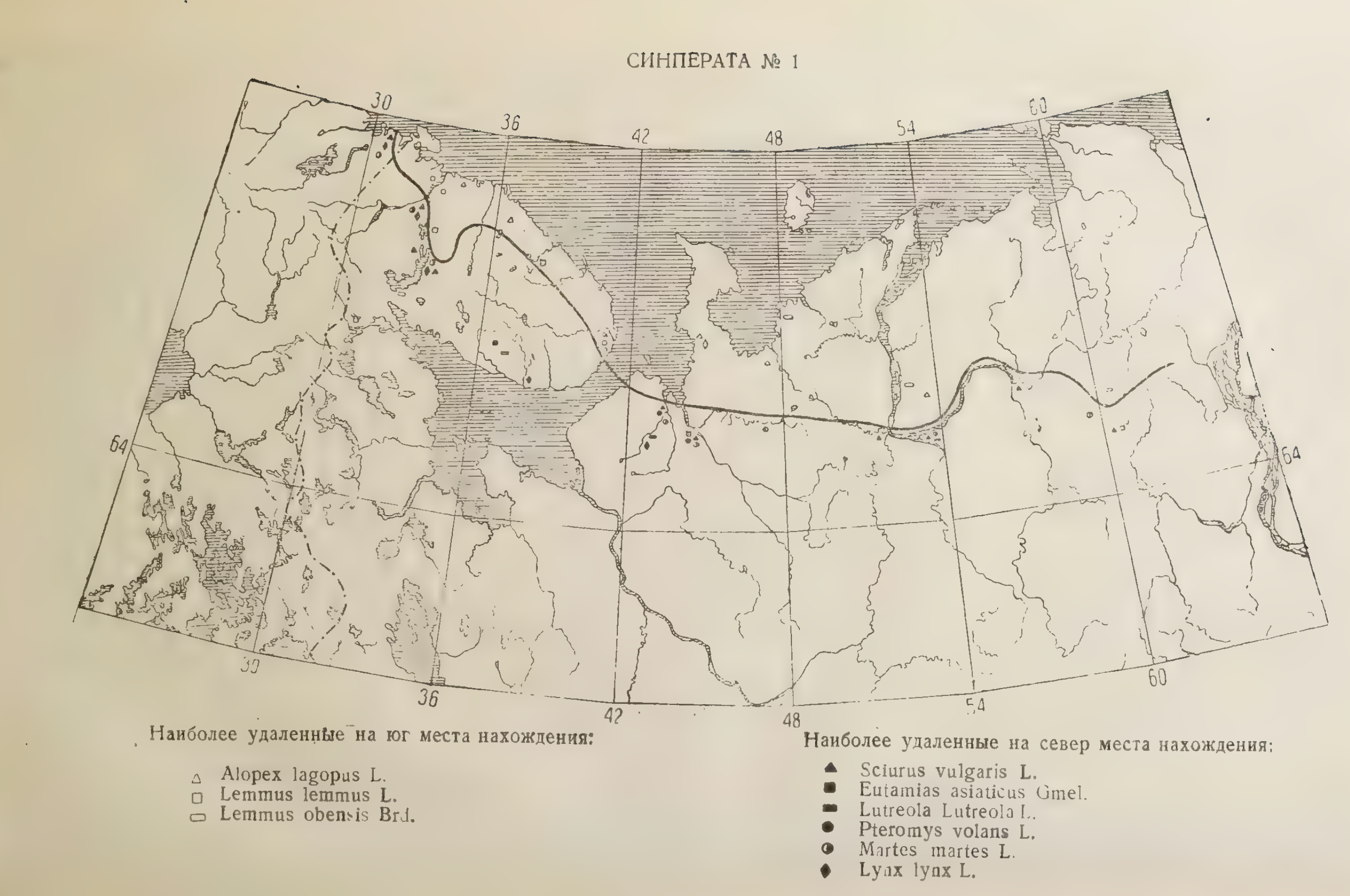
I. С северной границей ареала следующих видов:
   1) рыси (Lynx lynx L.)на всем протяжении,
   2) летяги (Pteromys volans L.) на всем протяжении,
   3) бурундука (Eutamias asiaticus Gmel) на протяжении от Горького до Южного Урала.

II. С южной границей ареалов следующих видов:
   1) белого степного хорька (Putorius eversmanni Less.) на всем протяжении,
   2) обыкновенной белозубки (Crocidura suaveolens Pall) на всем протяжении,
   2) крапчатого суслика (Citellus guttatus Pall) на протяжении от Польской границы до Волги,
   4) рыжеватого суслика (Citellus rufescens Keys) на протяжении от Волги до Южного Урала,
   5) большого тушканчика (Alactaga jaculus Pall) на протяжении от Днепра до Южного Урала,
   6) серого хомяка (Cricetulus migratorius Pall) на всем протяжении.

Нижеприведенная карта 3 наиболее северных или, напротив, наиболее южных из известных мне мест нахождения особей указанных выше видов демонстрирует весьма наглядно, насколько точно совпадают границы областей распространения этих форм.

Поскольку можно судить по данным старинных авторов, эта же линия служила еще не так давно северной границей двух типично степных грызунов:

СИНПЕРАТА № 1



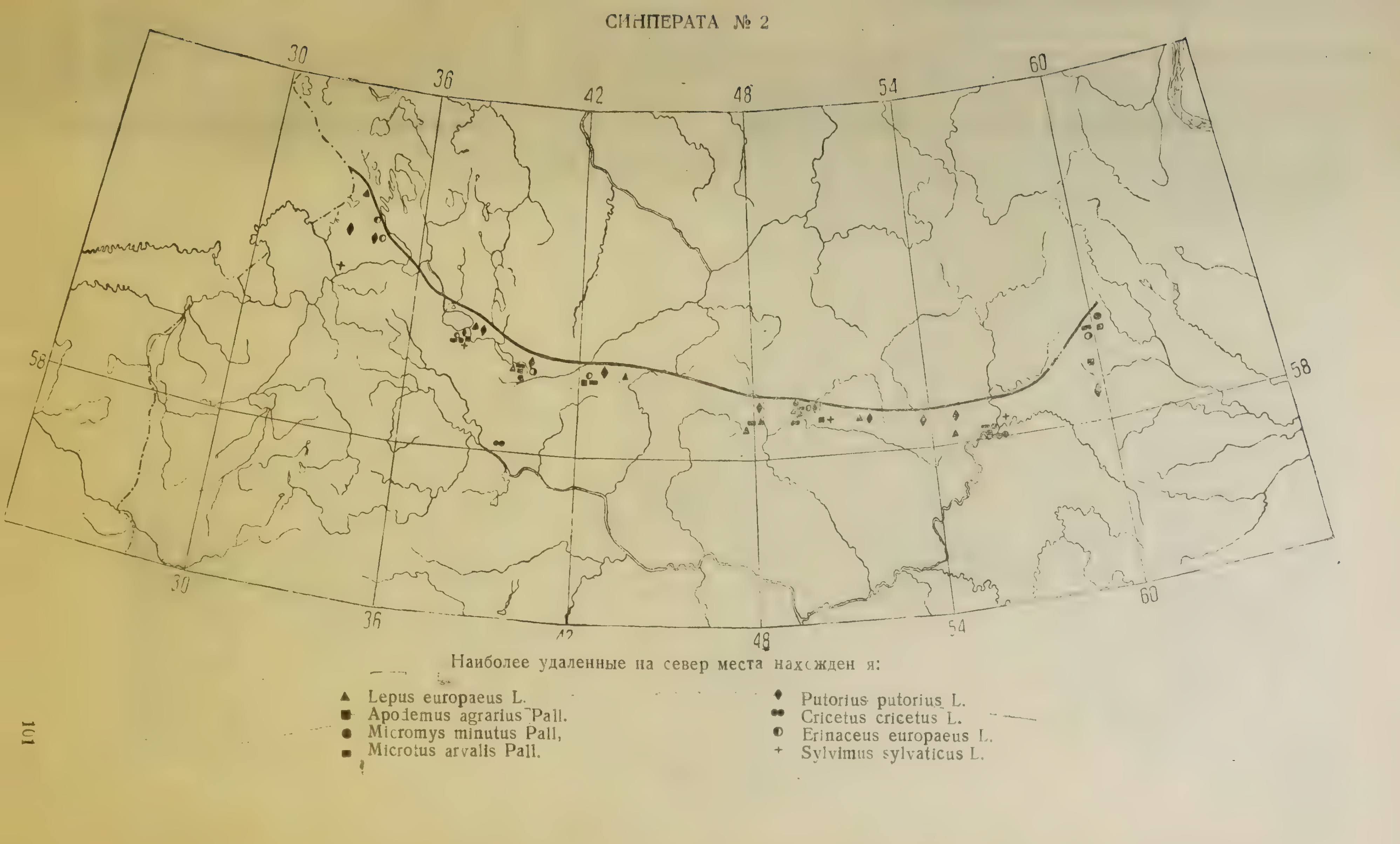
Наиболее удаленные на юг места нахождения:

- △ Alopex lagopus L.
- □ Lemmus lemmus L.
- ▭ Lemmus obensis Brd.

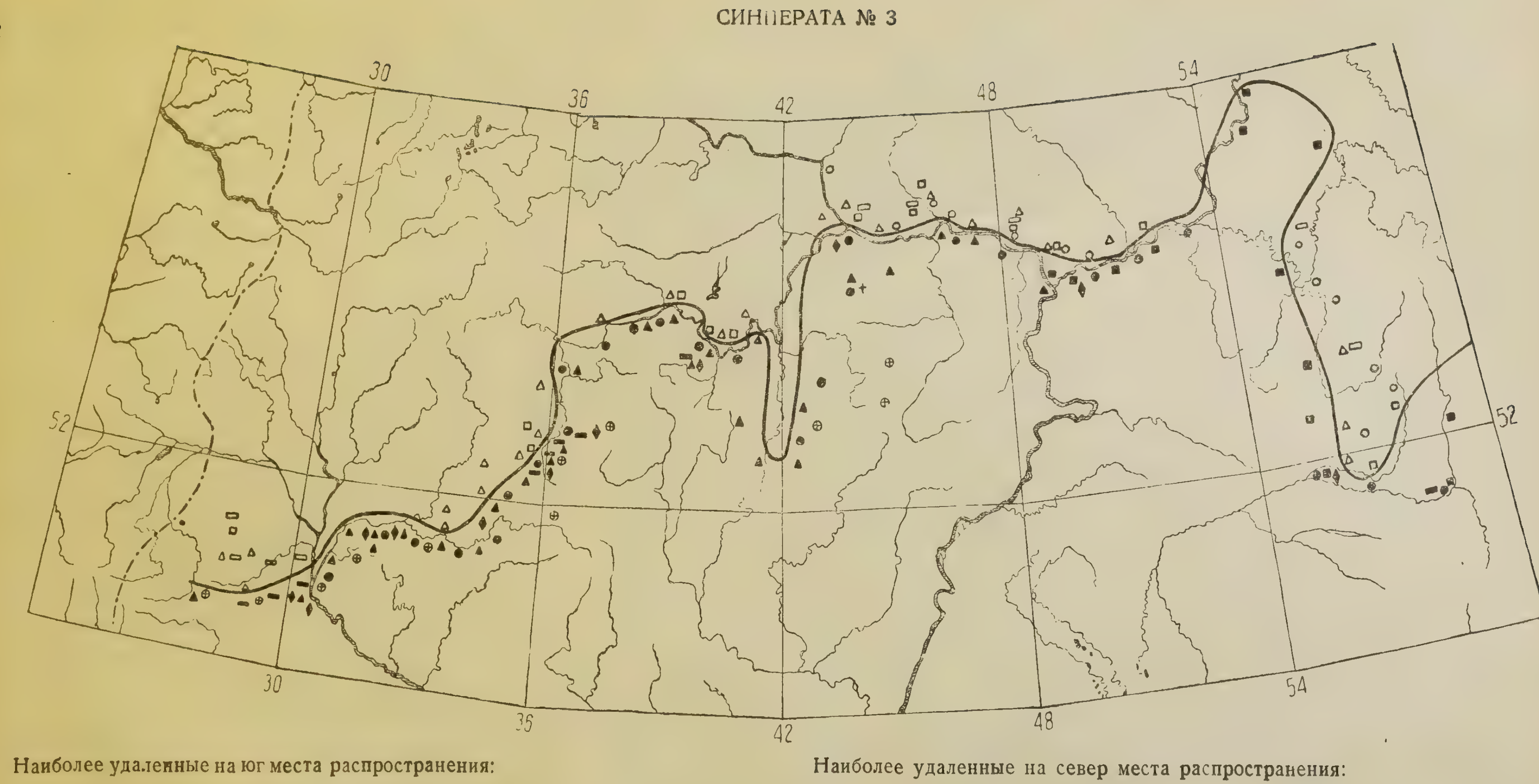
Наиболее удаленные на север места нахождения:

- ▲ Sciurus vulgaris L.
- ■ Eutamias asiaticus Gmel.
- ▬ Lutreola Lutreola L.
- ● Pteromys volans L.
- ◐ Martes martes L.
- ♦ Lynx lynx L.

СИНПЕРАТА № 2


30
36
42
48
54
60
58
30
36
42
48
54
60
58
Наиболее удаленные на север места нахождения:
Lepus europaeus L.
Apodemus agrarius Pall.
Micromys minutus Pall,
Microtus arvalis Pall.
Putorius putorius L.
Cricetus cricetus L.
Erinaceus europaeus L.
Sylvimus sylvaticus L.

СИНПЕРАТА № 3



Наиболее удаленные на юг места распространения:

- △ Lynx lynx L.
- □ Pferomys volans L.
- ○ Eutamias asiaticus Gmel.
- ▭ Gulo gulo L.

Наиболее удаленные на север места распространения:

- ▲ Citellus guttatus Güld.
- ■ Citellus rufesceus Keys et B'as.
- ● Alactaga jaculus Pall.
- ▬ Crocidura leucodon Pall.
- ♦ Cricetulus migratorius Pall.
- ⊕ Spalax microphtalmus Gmel. и S. hungaricus Nehr. (места современного нахождения)
- \+ Spalax microphtalmus Gmel. и S. hungaricus Nehr. (места нахождения ископаемых остатков)

7) байбака (Marmota bobac Mull.),
8) слепца (Spalax microphtalmus Güld. et Sp. hungaricus Nehr.).

Слепец обыкновенный (Spalax microphtalmus Güld.)

За последние десятилетия этот интересный грызун под влиянием ряда антропокультурных факторов исчез во многих районах своей прежней области распространения. Поскольку можно судить по указаниям старых авторов, нахождениям еще сохранившихся колоний и находкам в земле остатков скелетов, северная граница прежнего ареала этого зверька проходила через следующие пункты:

1) левый берег Днепра против Киева—встречается поныне [1];
2) б. Остерский у. Черниговской губ.—встречается поныне [1];
3) б. Черниговская губ. на север до р. Сейма—встречается поныне [2];
4) б. Курский у.—встречается поныне [3];
5) окр. Курска—встречается поныне [4];
6) б. Орловская губ.—встречается поныне [5];
7) б. Новосильский у. Тульской губ.—встречается поныне [6];
8) б. Пензенский, Мокшанский, Н. Ломовский, Саранский (встречается поныне) Наровчатский (ископаемые остатки) уезда б. Пензенской губ. [7];
9) ст. Бобыльская близ Арзамаса (ископаемые остатки) [8].

Как мы видим, насколько можно судить по вышеотмеченным отрывочным данным, северная граница прежней области распространения обыкновенного слепца весьма точно совпадала с синпературой № 3 на протяжении от пересечения ее р. Днепром до перекреста р. Волгой; к востоку от среднего течения р. Волги слепцы не встречаются, к западу же от Днепра обыкновенный слепец замещен близкой формой — слепцом румынским, северная граница распространения которого так же точно совпадает с изучаемой синператой.

Слепец румынский (Spalax hungaricus Nehr.)

Наиболее удаленные на север места нахождения:

1) Северные части Киевской и Волынской губ. [9]
2) окр г. Киева [10]
3) г. Киев [11]
4) с. Н. и Ст. Петровцы близ г. Киева [11]

Байбак

Указания старых авторов на современные им места нахождения колоний байбаков, находки в разных районах ископаемых остатков этих грызунов и изучение современного распространения его по Европейской части Союза определенно указывают, что прежде се-

---

[1] Шарлемань, Звірі Украіни, Киев, 1920.
[2] Данные Гюльденштедт.
[3] Пличинский, Фауна, Центрально-Черноземной области Курск. г., 3, 1929.
[4] Огнев, Млекопитающие Тавр. губ. Зап. Симф. о-ва ест., 1916.
[5] Горбачев, Млекопитающие Орл. г. по нов. данным, Материалы к познанию природы Орл. г., 1915.
[6] Харузин, Птицы Новосильского у. Тул. губ.
[7] Спрыгин, Исчезновение двух степных грызунов—сурка и слепца в Пензен. губ., 1925.
[8] Формозов, Основные черты фауны позвоночных Нижег. г., Материалы к изучению фауны и флоры Центрально-промышленной области, М., 1927,
[9] Никольский, Животный мир Полесья, Прил. к отчету зап. экспед. по осушке болот, 1895.
[10] Кесслер, Ест. история губ. Киев. уч. округа, Киев, 1851.
[11] Шарлемань, Млекопитающие окр. Киева, Материалы к познанию фауны Юго-западной России, 1913.

верная граница ареала этой формы совпадала с синператой № 3 на всем протяжении от пересечения ее с Днепром и до южной оконечности Уральского хребта. Так, Гюльденштадт и Боплан указывают, что в их время сурок был нередок по р. Суле Черниговской губернии в окрестностях городов Нежина и Батурина. В ряде восточных районов б. Пензенской губ. были найдены ископаемые остатки этого грызуна. Череп его был откопан при раскопках Сергачского кургана в г. Сергаче. До сих пор колонии сурков сохранились в б. Буинском кантоне ТАССР. Еще больше байбаков в южных закамских частях Татарии— в Мензелинском и Бугульминском кантоне. Нередок этот грызун в западных частях Стерлитамакского кантона Башкирии, широко распространен по водоразделам рек Белой, Ика и Сакмары, встречается в степях между Оренбургом и Орском.

К западу от Днепра этот грызун не водится.

Повидимому прежде синперата № 3 служила также южной границей ареала россомахи (Gulo gulo L.), поскольку и в настоящее время этот хищник изредка попадается в южных частях Полесья в Ветлужских лесах, в Кокшайской тайге и на ю. Урале.

IV. Четвертая из отмеченных мной общих границ тянется с запада на восток, пересекая Молдавию, Украину, южные районы Курской и Воронежской областей, северные части б. Нижневолжского края, Куйбышевский край и Уральскую область. Путь прохождения этой линии может быть установлен с весьма большой точностью, так как она проходит по областям с хорошо изученной фауной млекопитающих. Начинаясь в лесах средней Бессарабии, она проходит чуть южнее г. Балты, Первомайска, Зиновьевска и Александрии к г. Верхнеднепровску, откуда, идя вдоль правого берега Днепра, спускается к югу до Днепропетровска, пересекает здесь Днепр, охватывает с юга и востока лесные массивы по нижнему течению р. Самары, затем снова идет на север, вдоль уже левого берега Днепра вплоть до устья р. Ворсклы и далее по течению последней до Полтавы; тут описываемая нами линия принимает вновь восточное направление, проходя несколько южнее г. Ахтырки и Харькова к г. Изюму, откуда спускается длинным языком вдоль р. С. Донца почти до границы Северокавказского края, и далее, минуя с запада г. Купянск, уходит в Центрально-Черноземную область. В пределах последней эта линия проходит через г. Валуйки, Россошь и Павловск к г. Новохоперску, где пересекает границу Саратовского края и идет далее уже по территории последнего прямо на восток, южнее г. Балашова и Аткарска к Саратову. Отсюда она сворачивает по правому нагорному берегу Волги до г. Вольска, где пересекает Волгу, охватывает с юга и востока леса по нижнему течению р. Б. Иргиза и затем, проходя уже по Средневолжскому краю, тянется прямо на север к Куйбышеву; от этого города она снова сворачивает на восток, проходя по р. Самаре к известному Бузулукскому бору и далее через Общий Сырт к Оренбургу. От этого города описываемая граница опять принимает северо-восточное направление, проходя по р. Сакмаре и восточным склонам Южного Урала к г. Верхнеуральску и далее уже в пределы Сибири.

Намеченная выше линия, с одной стороны, служит южной границей распространения:

1) лесной куницы (Martes martes L.) на всем протяжении,
2) белки (Sciurus vulgaris L.) на всем протяжении,
3) рыжей полевки (Evotomys glareolus Schr.) на всем протяжении,
4) зайца беляка (Lepus timidus L.) на протяжении от р. Днепра до Южного Урала

а с другой стороны, является северным пределом распространения:

1) ушастого ежа (Hemiechinus auritus Pall.) на протяжении от р. Дона до Южного Урала,

2) южной мышевки (Sicista nordmanni) на всем протяжении,

3) желтого суслика (Citellus fulvus Licht.) на протяжении от р. Волги до Южного Урала.

Точное совпадение границ ареалов этих видов с синператой № 4 ясно видно на карте 4.

Кроме того, насколько можно судить по данным старинных авторов, до этой линии прежде распространялся на юг обыкновенный бурый медведь, ныне оттесненный далеко на север.

В настоящее время область распространения бурого медведя в Европейской части СССР значительно сокращена истреблением этого хищника в ряде густо населенных человеком районах.

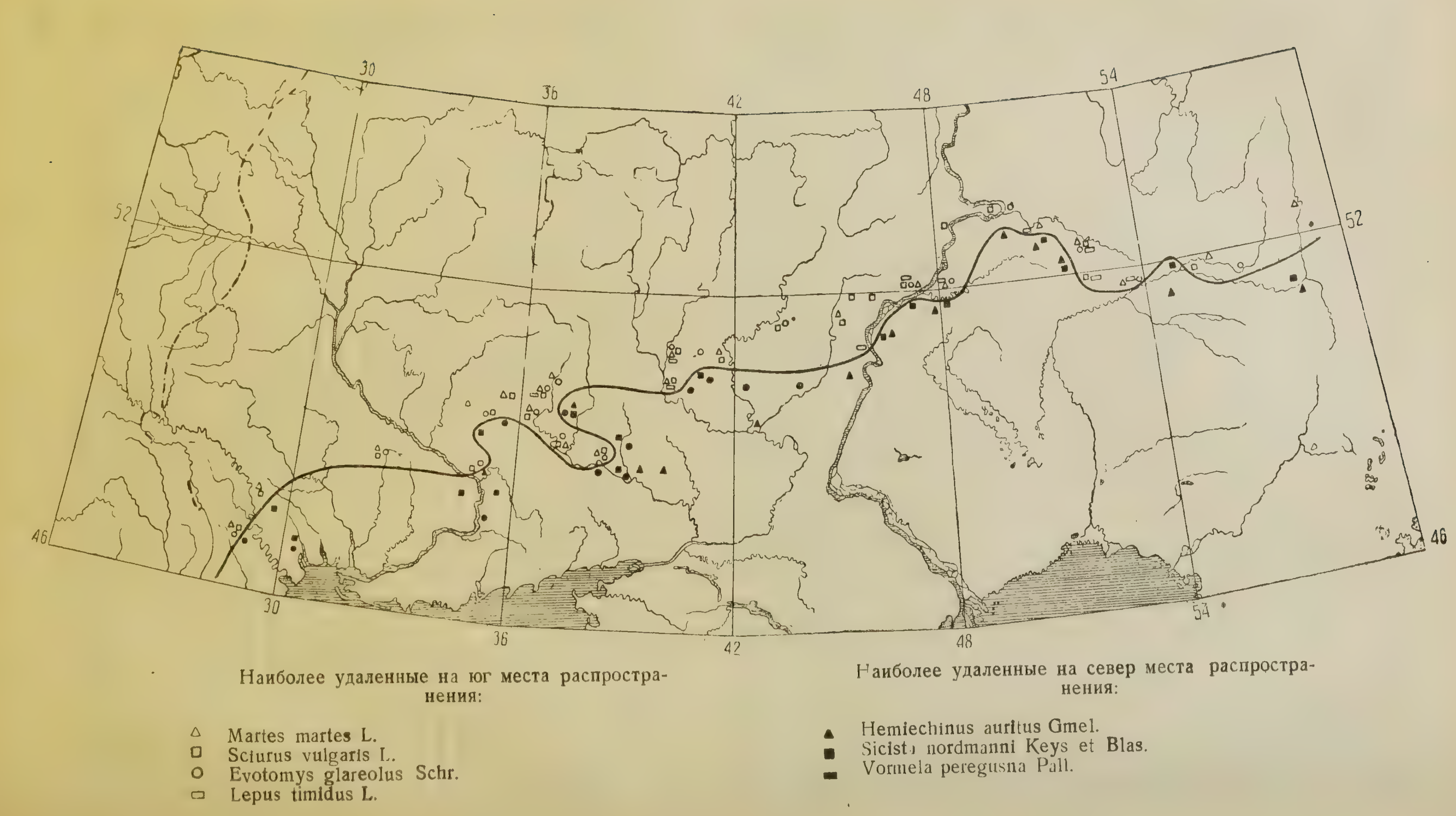
Но, пользуясь указаниями старинных авторов, можно довольно точно восстановить южную границу прежнего ареала этого вида. И тогда невольно бросается в глаза то обстоятельство, что эта граница на всем своем протяжении точно совпадала с синператой № 4.

Портенко указывает, что еще не так давно медведи встречались в Кишинском лесничестве Подолии. По данным Сомова и Черная медведи населяли прежде леса Сумского и Змиевского уездов б. Харьковской губ. Пличинский указывает медведей для Белгородского у. Курской губ., С. И. Огнев и Северцов пишут, что в прошлом столетии медведи жили в Шиповом лесу близ г. Павловска и по р. Хопру. По данным Богданова медведи встречались прежде в б. Аткарском и Хвалынском уездах Саратовской губ., а также на Самарской луке. Были медведи прежде и в Бузулукском бору. По Зарудному эти хищники и сейчас встречаются еще в Оренбургской Башкирии.

Синперата № 5

В противоположность всем вышеописанным синператам синперата № 5 не является линейной границей, а представляет собой довольно широкую (шириной в 20—100 км) пограничную демаркационную полосу, на пространстве которой происходит постепенное исчезновение ряда видов фауны областей, лежащих к северу и западу от нее, и постепенное появление форм, свойственных районам, расположенным к югу и востоку от этой линии.

Эта полоса ограничена с севера и юга двумя более или менее параллельными границами—северной и южной. Северная граница, начинаясь на берегу р. Урала у г. Лбищенска, проходит на запад севернее г. Новоузенска, к нижнему течению р. Иргиза, затем спускается по Волге до г. Камышина. Перейдя несколько южнее этого города на правый берег р. Волги, описываемая линия охватывает с севера пески по р. Иловле, круто поворачивает к югу, проходя вдоль Дона по направлению к г. Сальску, откуда, принимая юго-восточное направление, тянется прямо к г. Прикумску, пересекает здесь р. Куму и идет все в том же направлении к г. Хасав-Юрту и далее к Махач-Кала, где заканчивается на берегу Каспийского моря. Граница, ограничивающая описываемую демаркационную полосу с юга, начинаясь на берегу Урала у п. Калмыкова, проходит на запад через г. Урду и выходит к Волге у пристани Владимировки. Перейдя у г. Красноармейска на правый берег Волги, эта линия тянется вдоль Сарпинских озер к г. Элисте, пересекает р. Куму у п. Левокумска и заканчивается на берегу Каспия у устья р. Терека.



Наиболее удаленные на юг места распространения:

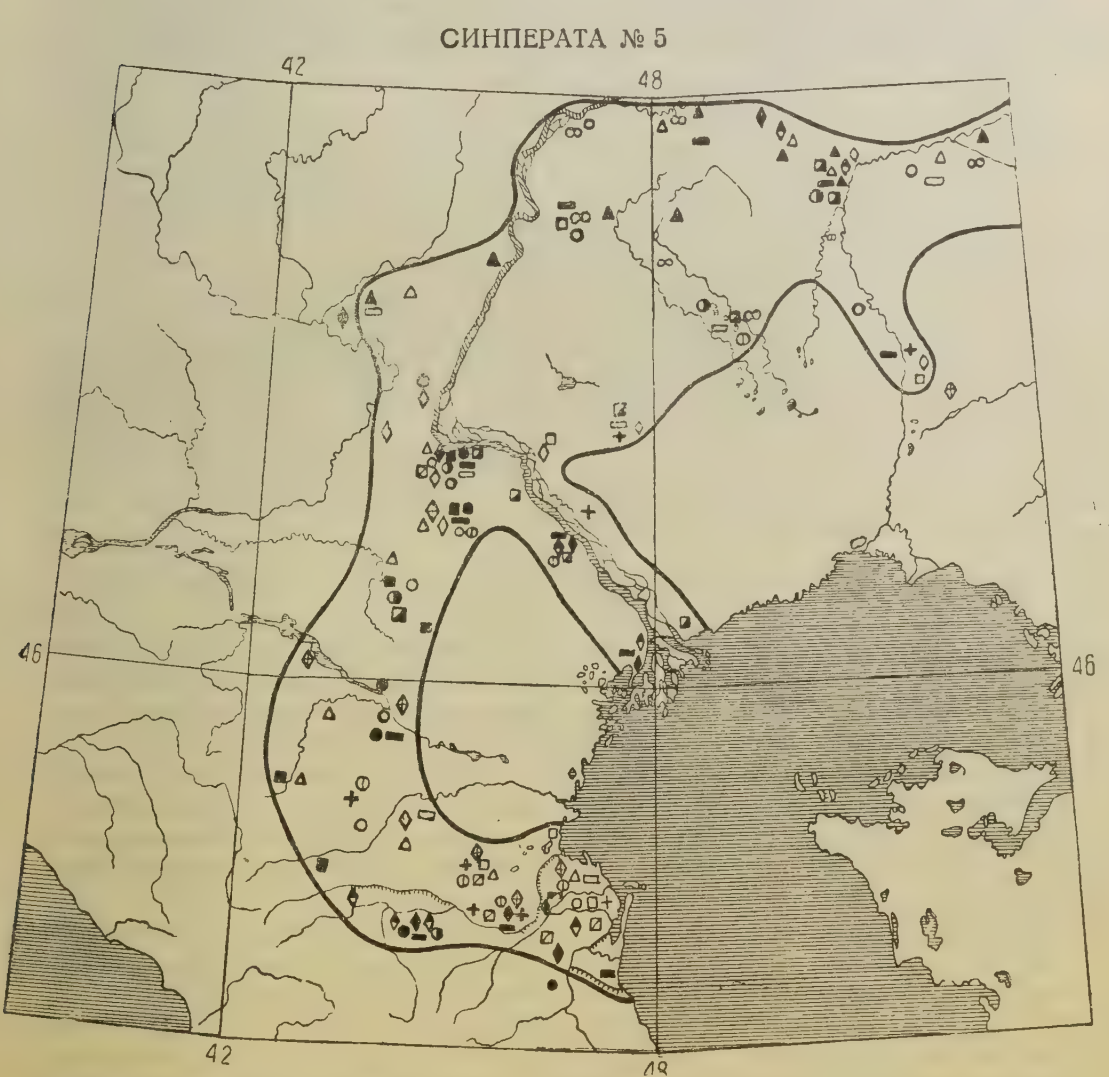
- △ Martes martes L.
- □ Sciurus vulgaris L.
- ○ Evotomys glareolus Schr.
- ▭ Lepus timidus L.

Наиболее удаленные на север места распространения:

- ▲ Hemiechinus auritus Gmel.
- ■ Sicista nordmanni Keys et Blas.
- ▬ Vormela peregusna Pall.

Следовательно синперата № 5 тянется по северной и западной границе Европейской части Прикаспийской низменности. Но нужно отметить, что по долинам рек Волги, Кумы и Терека различные виды млекопитающих, свойственные районам, лежащим к северу и западу от описываемой синператы, проникают далеко к югу и востоку, иногда вплоть до устьев этих рек.

СИНПЕРАТА № 5



Наиболее удаленные на север и запад места нахождения:

- Vulpes corsak L.
- Alactaga elater Pall.
- Alactagulus acontion Pall.
- Dipus sagitta Licht.
- Scirtopoda telum Licht.
- Citellus fulvus Licht.
- Meriones tamaricinus Pall.
- Meriones meridianus Pall.
- Spalax giganteus Nehr.
- Microtus socialis Pall.

Наиболее удаленные на юг и восток места нахождения:

- Marmota bobak Müll.
- Spalax microphtalmus Gmel.
- Silvemus flavicolis Melh.
- Silvemus silvaticus L.
- Apodemus agrarius Pall.
- Micromys minutus Pall.
- Microtus arvalis Pall.
- Cricetus cricetus L.

Видами, широко распространенными к северу и западу от синператы № 5, но не заходящими в степи Прикаспийской низменности, являются:

1) байбак—Marmota bobac Müll.
2) слепец обыкновенный—Spalax microphtalmus Güld.,
3) мышь желтогорлая—Mus (Sylvaemus) flavicolis Melh.,
4) мышь лесная—Mus (Sylvaemus) sylvaticus) L.,
5) мышь полевая—Mus (Apodemus) agrarius L.,
6) мышь малютка—Mus (Micromys) minutus L.,
7) полевка обыкновенная—Microtus arvalis Pall.,
8) хомяк—Cricetus cricetus L.

Напротив, следующие виды, широко распространенные по степям Прикаспийской низменности, не заходят к северу от синператы № 5:

1) корсак—Vulpes corsac L.,
2) малый тушканчик—Alactaga elater Licht.,
3) земляной зайчик—Alactagulus acontion Pall.,
4) мохноногий тушканчик—Dipus sagitta Pall.,
5) емуранчик—Scirtopoda telum Licht.,
6) желтый суслик—Citellus fulvus Licht.,
7) слепец гигантский—Spalax giganteus Nehr.,
8) песчанка полуденная—Gerbillus meridianus Pall.,
9) песчанка гребенщиковая—Gerbillus tamaricinus Pall.,
10) общественная полевка—Chilotus socialis Pall.

Южные границы распространения отдельных видов первой группы и юго-западные границы ареалов различных форм второй группы, как уже было отмечено, не совпадают полностью на всем своем протяжении, а проходят по территории вышеочерченной полосы синператы № 5, параллельно друг другу на очень близком между собой расстоянии, нередко сливаясь по 2—3 и более вместе на том или ином протяжении.

Синпервта № 6

Эта синперата проходит по Южноукраинским степям, фауна млекопитающих которых остается поныне изученной очень слабо. Поэтому указать точно направление прохождения этой синператы в настоящее время невозможно. Положение усложняется тем обстоятельством, что подобно синперате № 5 эта синперата не является линейной общей границей области распространения ряда видов, а представляет собой довольно узкую полосу, по которой параллельно друг другу проходят южные или северные границы ареалов ряда видов.

Поскольку можно судить по имеющимся в литературе данным о распространении млекопитающих по Южноукраинским степям, северная граница синператы № 6 начинается на берегу Бугского лимана у г. Николаева, откуда проходит по Ингулецким степям южнее Кривого Рога к Днепру, который пересекает где-то около Никополя и тянется дальше на восток к Бердянску. Южная граница описываемой синператы начинается на левом берегу Днепровского лимана. затем проходит вдоль левого берега Днепра (на некотором расстоянии от его русла к востоку) несколько выше Каховки, где сворачивает на восток; дальше проследить ее прохождение трудно, но повидимому она тянется прямо к Мелитополю.

Описываемая синперата служит южной границей в области Южноукраинских степей трем следующим видам грызунов: слепцу обыкновенному (Spalax microphtalmus Güld.) мыши полевой (Apodemus agrarius L.) и мыши малютки (Micromys minutus L.). К югу от синператы № 6 в Таврических и Крымских степях сохранились три реликтовые формы—остатки фауны полупустынных степей, возникших на юге после отступания ледников на север. Это слепушонка (Ellobius talpinus Pall.), общественная полевка (Chilotus socialis Pall.) и емуранчик Scirtopoda telum Licht). Для всех этих видов синперата № 6 служит

в пределах Южноукраинских степей северной границей их нынешнего распространения в этой области (прежде они были распространены значительно дальше на север).

Синперата № 7

Седьмая из отмеченных мной линий общих границ распространения млекопитающих по территории Европейской части Союза проходит по южной части Крыма, по направлению от Севастополя через Бахчисарай — Симферополь — Карасу-базар — Карадаг. Эта синперата служит южной границей распространения в Крыму:

1) суслика малого — Citellus pygmaeus Pall.,
2) тушканчика большого — Alactaga jaculus Pall.,
3) слепушонка - Ellobius talpinus Pall.,
4) полевки общественной — Chilotus socialis Pall.,
5) хомячка — Cricetulus migratorius Pall.

Возможно, что прежде синперата № 7 служила также северной границей распространения косули.

Переходим теперь к изучению тех линий общих границ распространения млекопитающих по территории Европейской части СССР, которые идут не с запада на восток, как все вышеописанные синператы, а с севера на юг.

Наиболее интересная из них

Синперата А

Она проходит по долине Волги на протяжении от Казани до ее дельты.

К востоку от этой синператы встречаются следующие виды, не найденные на запад от нее:

1) суслик желтый — Citellus fulvus Licht. на протяжении от г. Вольска до Астрахани.
2) суслик рыжеватый — Citellus rufescens Keys[1] на протяжении от Казани до Вольска.
3) хомячок Эверсмана — Cricetulus eversmanni Br. на всем протяжении.

На правом берегу Волги распространен из млекопитающих, отсутствующих в Заволжье суслик крапчатый — Citellus guttatus Pall. на протяжении от Казани до Камышинска.

На карте № 6 нанесены наиболее удаленные на запад для первой группы видов и на восток для видов второй группы места нахождения особей этих форм.

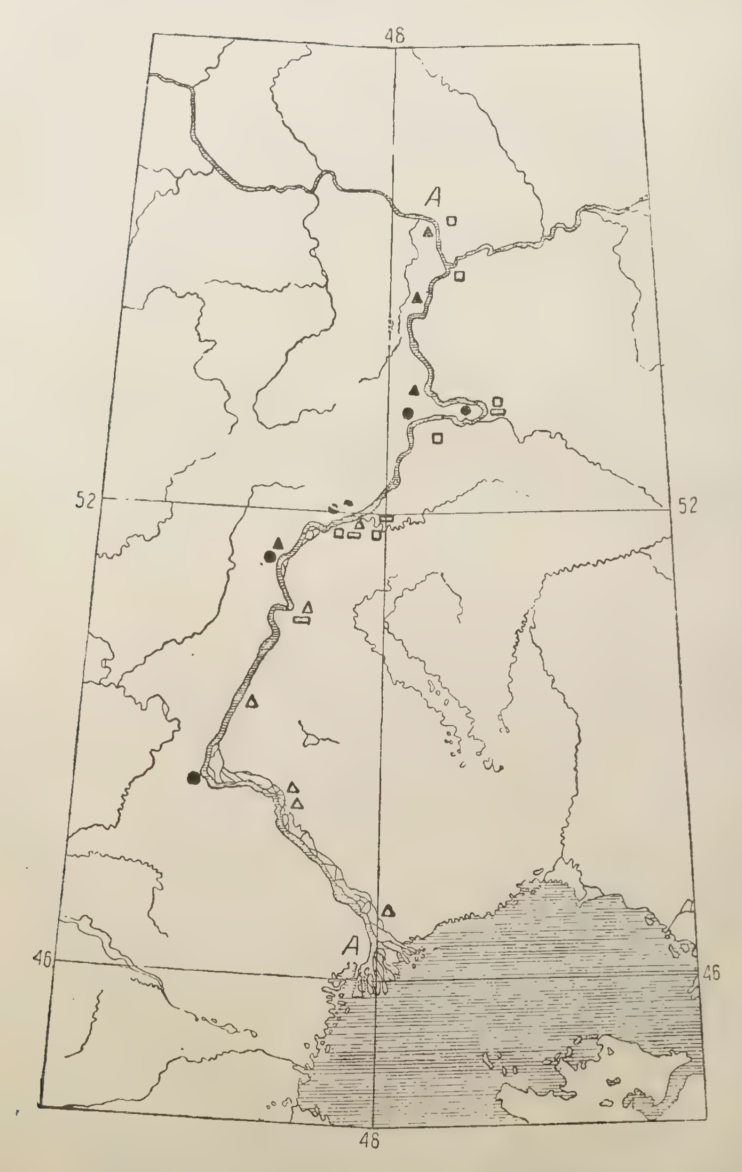
Синперата Б

Эта синперата проходит по долине Днепра на протяжении от острова Хортицы до Днепровского лимана. Как еще в 1919 г. отметил А. А. Браунер, Днепр в его нижнем течении служит границей областей распространения крапчатого и малого сусликов, из которых первый встречается на запад от Днепра, а второй на восток от него. Тот же автор указывает, что крот широко распространен по всему правому берегу Днепра, переходя на левую сторону только выше остр. Хортицы. Исследования последних лет (Мигулин, Брайнер и др.) показали, что долина Днепра служит также границей областей распространения двух видов слепцов — слепца обыкновенного (Spalax microphtalmus Güld.), который встречается на восток от Днепра, и

---

[1] Определение ископаемых черепов крупного суслика из лесов Украины как C. rufescens мы считаем недостаточно обоснованным.

СИНПЕРАТА А



Наиболее удаленные на запад места нахождения:

- ▴ Citellus fulvus Licht.
- ▫ Citellus rufescens Keys et Blas.
- ▭ Cricetulus eversmanni Brd.

Наиболее удаленные на восток места нахождения:

- ▲ Citellus guttatus Güeld
- ● Spalax microphtalmus Gmel.

слепца венгерского (Spalax hungaricus Nehr.), котрoый населяет правобережную Украину.

Синперата В

Начинаясь от Архангельска, эта линия проходит прямо на юг к Вологде, откуда тянется через Чухломские леса к Горькому.

Ныне эта линия служит западной границей распространения только одного вида—бурундука (Eutamias asiaticus Gmel.), наиболее удаленными на запад пунктами нахождения которого будут следующие: 1) Мезенский уезд [1]; 2) левый берег нижнего течения р. Северной Двины [2]; 3) восточная часть Вологодской губ.[3]; 4) Вологодский уезд на запад от Вологды; 5) б. Тотемский уезд и восточная часть б. Вологодского уезда [4]; 6) Чухломские леса [5]; 7) Заволжская часть Горьковского края на восток от р. Унжи [6].

Но прежде эта же линия, как весьма убедительно показали исследования А. Н. Формозова и Б. П. Юргенсона, повидимому являлась также западной границей соболя (Martes zibellina L.), ныне оттесненного к Северному Уралу.

ГЛАВА II

ПРИЧИНЫ СОВПАДЕНИЯ ГРАНИЦ ОБЛАСТЕЙ РАСПРОСТРАНЕНИЯ РАЗЛИЧНЫХ ВИДОВ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ФАУНЫ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ СССР

Из приведенного выше материала мы видели, как точно иногда совпадают друг с другом, нередко на протяжении нескольких тысяч километров, границы ареалов совершенно различных по своему систематическому положению видов млекопитающих фауны описываемой области.

Очевидно, что подобное совпадение не может быть случайностью, а является строго закономерным. Каковы же причины, вызывающие это своеобразное явление?.

Изучение характера прохождения линии отдельных синперат, ландшафта, тех областей, через которые они проходят, фауны млекопитающих участков, лежащих по обе стороны линии,—все это привело меня к заключению, что причины, вызывающие появление общих границ распространения различных видов Mammalia, совершенно различны, имеем ли мы дело с синператами, идущими с запада на восток, или с синператами, тянущимися с севера на юг. Поэтому мы будем знакомиться с причинами возникновения синперат этих двух категорий по отдельности.

1. СИНПЕРАТЫ, ПРОХОДЯЩИЕ С ЗАПАДА НА ВОСТОК

Не может быть никакого сомнения, что синператы этой категории возникают как следствие неравномерного распределения различных экологических условий по территории Европейской части Союза.

---

[1] Hofmann, Der nordliche Ural etc. S. P. B., 1856.

[2] Данные Формозова.

[3] Богданов, Звери и птицы черноземной полосы Поволжья, Казань, 1871.

[4] Данные Б. Мантейфеля.

[5] Воробьев, О фауне позвоночных части Костр. губ., Материалы к изучению флоры и фауны Центрально-промышленной области 1927.

[6] Формозов, Основные черты фауны позвоночных Нижег. губ., Материалы к изучению флоры и фауны Центрально-промышленной области, 1927.

Даже при самом поверхностном изучении их направления бросается в глаза замечательное совпадение их с границами основных ландшафтных зон изучаемой области. Нетрудно видеть, что синперата № 1 проходит по границе тундры и лесной области; синперата № 2— по границе области сплошных лесов и районов, где уже широко развито земледелие; синперата № 3 тянется по границе лесной и лесостепной областей; синперата № 4 совпадает с границей лесостепи и степи; синперата № 5 пробегает по границе степной и полупустынной зоны юго-востока изучаемой области; синперата № 6 проходит по тем районам, где черноземные степи Украины сменяются более бедными степями Таврии; наконец синперата № 8 тянется по предгориям Яйла, которые отделяют степную часть Крыма от его горных районов.

Разберем характер совпадения отмеченных нами синперат с границами различных ландшафтных зон более подробно.

I. Синперата № 1

Данная граница на всем своем протяжении совпадает с северной границей высокоствольного сплошного леса или, что то же, с северной границей лесотундры и следующей за нею тундры.

Как известно, область тундры отличается от лежащей к югу области тайги своим климатом, почвами и растительностью. Для климата тундр характерна низкая средняя годовая температура (не выше 0°), низкая температура лета (не выше 10°), высокая относительная влажность, в среднем не спускающаяся в 1 час дня ниже 70%, и малое количество осадков при сильных ветрах. Эти характерные черты позволили климатологам выделить особую тундровую зону климата. Южная граница этой области по проф. Каменскому[1] проходит от Варангер-фиорда вдоль Мурманского берега к Поною и далее на восток от г. Мезени, севернее Усть-Цильмы и Усть-Усы к Полярному Уралу.

Почвы тундры представлены преимущественно луговыми, торфяно-болотными и иловато-болотными типами. Лесной же зоне свойственны главным образом подзолы. Границу между этими двумя почвенными областями Глинка[2] проводит по линии от г. Колы вдоль Мурманского берега к Поною и на восток от горла Белого моря через Мезень—севернее Усть-Цильмы и Усть-Усе и далее по Усе к Полярному Уралу.

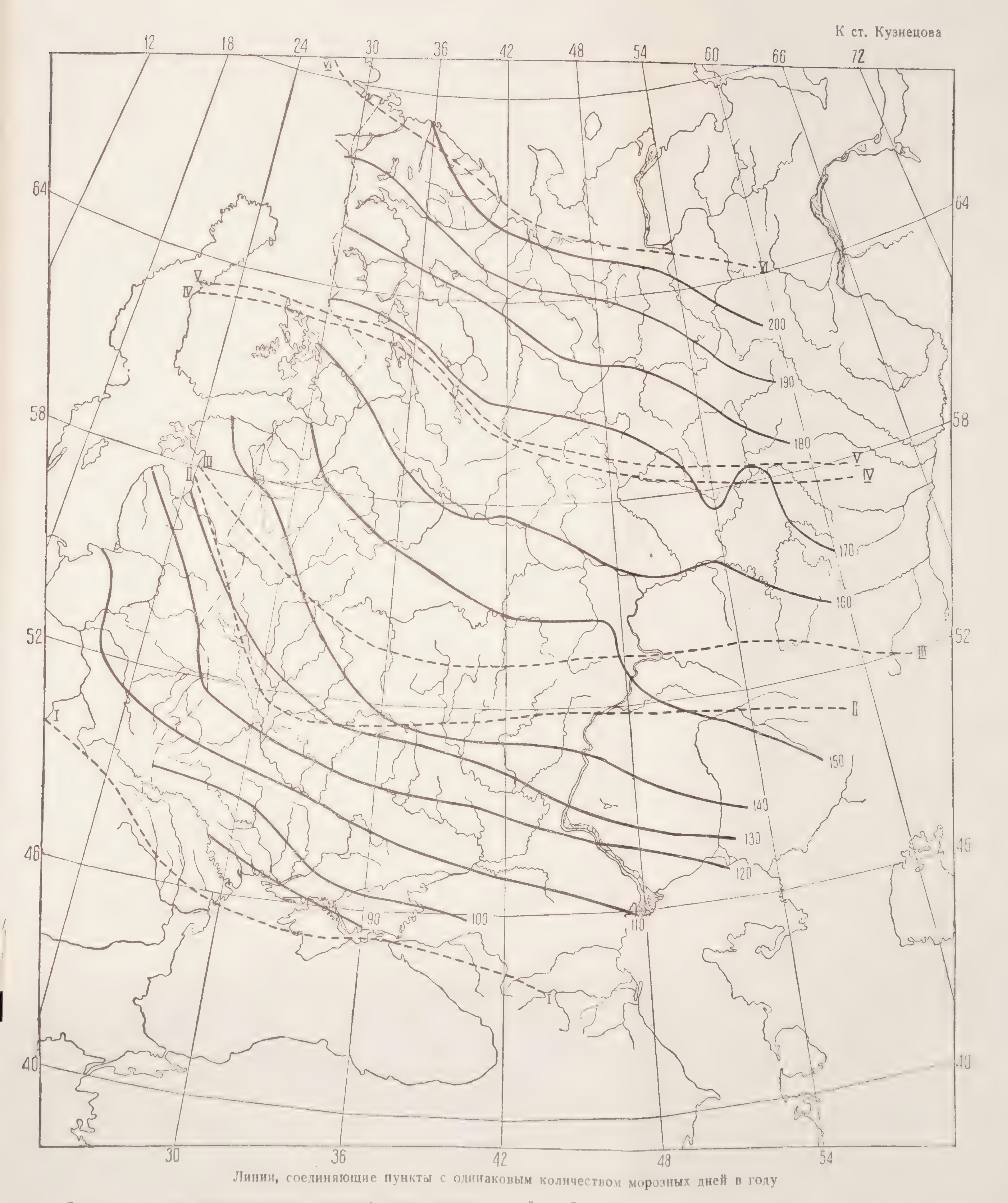
Северная граница лесов на территории Европейской части СССР по Кеппену[3] проходит по той же линии, что и описанная выше граница лесных почв. Следовательно синперата № 1 весьма точно совпадает как с северной границей распространения лесных почв, так и северным пределом высокоствольного леса.

Синперата № 2

Эта линия не совпадает ни с какими границами климатических, почвенных или геоботанических областей. И все же причина возникновения этой синператы вполне понятна. Этой причиной является различная степень освоения пространств—районов, лежащих к югу

---

[1] Климатические области Восточной Европы, Ленинград, 1924.
[2] Почвоведение, М., 1924.
[3] Географическое распространение хвойных деревьев Европейской России. Прил. к Запискам Академии наук, № 4.



Линии, соединяющие пункты с одинаковым количеством морозных дней в году

Северная граница распространения различных видов летучих мышей (по Огневу)

I—Rinolophus ferrum equinum Schrb, II—Eptesicus serotinus Schrb., III—Pipistrellus pipistrellus Schr., IV — Plecotus auritus L., V — Myotis daubentonii Kuhl., VI—Ambliotus nitssonii Keys et Blas

и простирающихся к северу от изучаемой линии, земледелием. Для доказательства этого положения мы прежде всего приведем данные об отношении площади, занятой посевами, к общей территории районов, расположенных к югу и к северу от синператы № 2.

Районы, лежащие к югу от синператы № 2	Удельный вес площади посевов в %	Районы, лежащие к северу от синператы № 2	Удельный вес площади посевов в %
Олонецкий	1,8	Петрозаводский	0,9
Тихвинский	2,1		
Белозерский	2,9	Пудожский	0,7
Кирилловский	3,3		
Вологодский	10,8	Каргопольский	1,7
Тотемский	1,7		
Солигаличский	6,5	Южные районы Северного края	Около 1
Кологривский	4,8		
Халтуринский	10,6	Сысольский	0,7
Котельнический	17,5		
Вятский	22,7	Омутнинский	1,4
Слободской	7,9		
В среднем	Около 8	В среднем	Около 1

Как мы видим из этих данных, посевная площадь районов, лежащих к югу от синператы, занимает весьма большое пространство, тогда как в районах, расположенных к северу от этой линии, она близка к нулю, составляя в среднем около 1% территории района.

Вторым, очень существенным доказательством того положения, что различная степень освоения земледелием районов, лежащих к северу и к югу от синператы № 2, является причиной ее возникновения, может служить то обстоятельство, что эта синперата служит северной границей только тех видов, жизнь которых тесно связана с полями (хомяк, полевая мышь, мышь-малютка, заяц-русак, полевка обыкновенная) или тех форм, которые хотя и не являются типичными полевыми животными, но которые все же избегают сплошных лесов, предпочитая селиться по опушкам и перелескам (хорек, еж, лесная мышь). Вместе с тем нет ни одного вида млекопитающих, для которых синперата № 2 являлась бы южным пределом.

Наконец косвенным доказательством правильности нашего объяснения причин, обусловливающих возникновение синператы № 2, может служить тот факт, что эта общая граница постепенно по мере вырубки северных лесов и распашки их площади под поля постепенно отодвигается на север, или, иначе говоря, что все вышеперечисленные виды млекопитающих, для которых синперата № 2 служит северной границей, постепенно расселяются на север.

В 1871 г. М. Богданов[1] писал, что русак в Поволжье доходит на север только до северных уездов б. Казанской губ.—теперь он встречается значительно севернее Вятки. Сабанеев[2] указывает, что хорек, еж, обыкновенная полевка, полевая мышь и мышь-малютка появились на Богословском Урале очень недавно, после того как была вырублена часть сплошных лесов, покрывавших этот район, и площадь их распахана под поля. Лобачев[3] также отмечает посте-

[1] Звери и птицы черноземной полосы Поволжья, Казань, 1871.
[2] Позвоночные Среднего Урала и распространение их, М., 1874.
[3] Обз. Охотн. промысла Вятского края, 1930.

пенное распространение на север в пределах Вятского края русака и хорька. Можно было бы привести еще ряд указаний различных авторов на довольно быстрое расселение всех тех видов млекопитающих, северная граница которых совпадает с синператой № 2, но я ограничусь сказанным.

Мне кажется, что все вышеприведенные соображения довольно убедительно говорят за то, что причиной, обусловливающей возникновение синператы № 2, является различная степень развития земледелия в районах, лежащих к северу и югу от этой линии.

Синперата № 3

Эта синперата на всем своем протяжении точно совпадает с границей лесной и лесо-степной ландшафтной зоны.

В своей работе „Ландшафтные географические зоны СССР" Л. С. Берг пишет: „Эта зона (лесная) в Восточной Европе идет на юг приблизительно до линии—Новая Александрия (на Висле)—Луцк—Житомир—Киев—Карачев—Калуга—по р. Оке до Рязани—Нижний—Казань—Мамадыш—севернее Сарапула—севернее Бирска". В примечании к этой цитате Л. С. Берг указывает: „точнее граница от Рязани идет так: по Оке до устья Мокши, далее на восток по правобережью Алатыря до Суры; за Сурой лесная зона в виде полуострова вдается в лесостепь".

Лесная и лесо-степная зоны различаются друг от друга как по климату, почвам, так и особенно по растительности.

В своей работе „Климатические области Восточной Европы" проф. Каминский различает климатические зоны лесостепи и лесной области. Первая из них характеризуется главным минимумом относительно влажности в 1 час дня, падающим на май и равным 45—52%, и средней температурой июня—июля и августа в $17\frac{1}{2}$—23°. Границу между этими областями указанный автор на приложенной карте проводит по линии Житомир—Чернигов—севернее Орла, между Калугой и Тулой—Рязань—Горький—Казань—севернее Уфы—Южный Урал, т. е. как раз по линии синператы № 3.

Как известно, для лесной полосы характерной почвой является подзол преимущественно на ледниковых отложениях, тогда как в лесостепи господствующим типом почв является чернозем, лежащий на мощных отложениях лесса. На местах лесных островов в лесостепи наблюдается деградация черноземов и переход их в серые лесные земли.

Изучим поэтому границы распространения на север лессов и черноземов. Наиболее полные данные о северной границе лессов мы находим у Танфильева[1], который пишет, что от Луцка северная граница лесса идет через Киев на север до границы б. Черниговской губ., а оттуда на восток к Брянску, и далее через Карачев и Белев к Калуге. Затем эта граница следует по Оке до Волги с перерывом в соприкасающихся частях б. Тамбовской и б. Нижегородской губ. По Волге граница идет от Горького до Казани; дальше на восток распространение лесса изучено еще слабо.

Северная граница чернозема по данным Буша[2] проходит через северные части Подольщины, Киевщины, южную часть Черниговской

[1] Пределы лесов на юге России, СПБ, 1894.
География России, Одесса, 1916.
Главнейшие черты растительности России (дополнение к книге Варминга), 1903.
[2] Растительный мир. Ботанико-географический очерк Европейской России. 1923 и 1933.

щины, б. Курскую, б. Орловскую, б. Тульскую, б. Тамбовскую, Южную часть б. Нижегородской, Ульяновской, б. Казанскую и южную часть б. Пермской губ.

По Докучаеву[1] северная граница чернозема проходит несколько южнее Житомира и Киева, затем охватывает с севера Полтавскую губ. и южную часть Черниговской, идет по южной окраине западной половины Орловской губ. и, поднимаясь от Дмитровска между Карачевском, Орлом и Болховым, проходит на Мценск—Крапивну—Тулу—Венев и затем южнее Зарайска, повертывая на юго-восток, понижается к Ряжску, потом поднимается опять к Сапожку и севернее Шацка встречается с р. Цной. Отсюда она идет на юг вдоль р. Цны до Тамбова, откуда поднимается на Спасск—Темникова—Красночинок—Лукоянов—Княгинин—Васильсурск и по правому берегу Волги, в некотором расстоянии от нее, идет по направлению к Спасску. Затем она вновь поднимается по Каме и Белой до Уфы.

Эти данные показывают абсолютно точное совпадение северной границы чернозема и лесса с синператой № 3.

Различие в растительности лесной и лесо-степной полосы заключается в следующих основных признаках.

1. Для лесной полосы характерны огромные сплошные лесные массивы, тогда как в лесо-степной полосе лесные насаждения имеют вид сравнительно небольших островов.

2. Южная граница лесной области является в то же время пределом распространения на юг ели (Picea exelsa et Picea obovata) и ряд травянистых растений сообщества еловых лесов; в лесостепи ель нормально не встречается.

3. Северная граница лесостепи определяется наиболее удаленными на север открытыми участками с характерной степной растительностью, наиболее характерным представителем которой является ковыль (Stipa capillata и другие виды).

Достаточно взглянуть на карту лесов СССР, чтобы убедиться, что к северу от синператы № 3 лежит ряд крупных лесных массивов, тогда как к югу от нее расположены только мелкие лесные острова. На север от этой линии, непосредственно к ней прилегая, лежат беспредельные леса Украинского Полесья, знаменитые Брянские леса, лесные массивы Мещеры, таежные массивы б. Макарьевского и Семеновского уездов, Красно-Кокшайская тайга и наконец обширные лесные пространства Уральского хребта. К югу от синператы № 3 таких лесных массивов нет.

Южная граница ели наиболее подробно описана в работах Сукачева, который пишет: „Южная граница ели в Европейской части СССР довольно близко совпадает с северной границей чернозема. Начиная от средней части Волынской губ., граница ели идет немного севернее пределов Киевской губ., через северную часть Черниговской губ., через Брянскую губ., через западную часть Тульской губ., через южную часть Московской губ., через Рязанскую губ. (близ Рязани), через северную часть Тамбовской губ., через Пензенскую губ., через юг Нижегородской губ., образуя большой язык по р. Суре. Затем граница снова поднимается к северу до Волги, которую она пересекает у Казани и идет далее к Каме, по которой направляется на северо-восток, переходя Каму в южной части Пермской губ. и направляясь далее на восток до Урала, по которому она

[1] Картография русских почв, СПБ, 1871.

спускается до 53° с. ш.". Очень сходно описывает направление прохождения южной границы ели в Европейской части СССР и другой автор—Кеппен[1]. Описанный выше южный предел распространения ели является в то же время и южной границей для целого ряда ее спутников—кислицы, копытня, ландыша и других травянистых растений—постоянных компонентов елового леса.

Еще Рупрехт подметил, что северный предел черноземов обусловливает распространение на север ряда видов, свойственных участкам луговой степи. Такими видами он считает: Stipa pennata, Adonis vernalis, Veronica incana, Linum flavum, Cerasus fruticosa, Seratula heterophylla, S. coronata, Centauria Marschalliana, P. ruthenus, Scorzonera purpurea, Galatella punctata, Aster Amellus, Hieraceum virasum, Campanula sibirica, Phlomis tuberosa, Nepeta nuda, Echium rubrum, Talairia Rivini, Trima henningri, Euphorlia procera, Lychnis chalecdonica и др. Эти данные показывают, что растительность открытых участков районов, лежащих к северу от северной границы черноземов, а следовательно и синперата № 3 резко отличается по своему видовому составу от флоры степных участков лесостепи к югу от этих линий.

Синперата № 4

Достаточно даже беглого взгляда на карту геоботанических областей СССР, чтобы заметить полное совпадение синператы № 4 с границей лесо-степной и степной зоны ботаников.

Как известно, основными отличиями лесо-степной зоны от степной являются следующие признаки.

1. Наличие в зоне лесостепи островов лесной растительности (преимущественно дубрав и сосновых боров), растущих как по долинам рек, так и на водоразделах. В чистой степи лесных островов нет.

2. Для открытых участков лесостепи характерен густой, почти сомкнутый травяной покров, в котором очень крупную роль играют двудольные, а из злаков преобладают виды не дерновинного, а корневищного типа. Напротив, чистая степь покрыта более редким, дерновинным, значительно более однообразным покровом преимущественно из дерновинных злаков (главным образом ковыли) с незначительным количеством ингредиентов из двудольных.

3. Наличие лесов в лесо-степной полосе изменяет ее почву, образуя на месте ныне существующих или прежде бывших лесных островов пятна серых лесных земель, отсутствующих в степной полосе.

4. Кроме того степная и лесо-степная зоны отличаются также своим климатом.

Проф. Каминский в своем обзоре климатических областей СССР различает черноземно-степную и лесо-степную климатические области. Первая из них характеризуется главным минимумом относительной влажности в 1 час дня, падающим на июль и август, когда влажность равна 39—44%, и средней температурой лета в 20—23°. Лесостепи свойствен главный минимум относительной влажности, наблюдаемый в мае, когда влажность равна 52%; средняя температура за июнь—июль—август равна 17,5—23°. Границу между этими двумя областями проф. Каминский проводит через среднюю Бессарабию, севернее Днепропетровска, южнее Харькова, через южные районы ЦЧО и средние части Саратовского края к Куйбышеву и дальше на восток к южной оконечности Урала.

---

[1] Географическое распространение хвойных деревьев по Европейской России, Прил. к 50 т. Записок Академии наук, № 4.

Как уже было указано выше, почвы лесостепи отличаются от таковой степной полосы присутствием пятен серых лесных земель и более тучным черноземом. На основе изучения почв различных районов юга Докучаев[1] проводит границу между степной и лесо-степной почвенными областями грубо ориентировочно „через Кишинев—Полтаву—Харьков—Воронеж—Саратов, а оттуда по правому берегу Волги до р. Салары и далее через Оренбург уходит в Сибирь". Совпадение направления этой границы двух почвенных областей с синператой № 4 почти полное.

Но особенно резко отличается лесостепь от степи своей растительностью. Если мы проследим по очень детальной карте лесов Европейской части СССР, изданной НКЗдравом, южный предел распространения лесных островов в Южнорусских и Украинских степях, то увидим, что наиболее удаленными на юг лесными участками являются следующие массивы: 1) Бурзула-Жеребковское лесничество близ г. Балты, 2) Черный лес, 3) Самарские леса близ Днепропетровска, 4) Лесные островки близ Харькова, 5) Изюмские леса, 6) Серебрянский лес у г. Артемовска, 7) Шипов лес близ г. Павловска, 8) Телермановская роща Борисоглебского района, 9) леса по р. Хопру в Балашовском районе, 10) лесные острова между г. Камышиным и Саратовом на правом берегу Волги, 11) леса по р. Б. Иргизу, 12) Бузулукский бор, 13) лесные острова на Общем Сырте, 14) леса южной Башкирии, 15) леса у ст. Сары Орской железной дороги.

Из этого перечня ясно видно, что все наиболее удаленные на юг лесные острова лежат вдоль синператы № 4, чуть к северу от нее.

Но геоботанические зоны степи и лесостепи отличаются не только наличием или отсутствием лесных островов, но и характером растительности открытых пространств. Основываясь на этих различиях, Танфильев[2] и вслед за ним Буш[3] проводят южную границу луговой степи, свойственной открытым местам лесо-степной зоны, по линии от Лубны на Полтаву, Харьков, Бобров, Саратов, Куйбышев, Бугуруслан, Бугульму и на р. Белую выше Уфы.

Эта линия совпадает с синператой № 4 на протяжении от Полтавы до Куйбышева, и только на крайнем западе и на востоке, к востоку от Волги, она немного расходится. Подобное расхождение изучаемых линий мы склонны объяснить исключительно слабой изученностью растительности Заволжья во времена исследования Танфильева.

На своей карте „растительные зоны Европейской России" Алехин проводит границу между луговой и ковыльной степью по линии Кишинев—Зиновьевск—Полтава—Изюм—Воронеж—Саратов—Куйбышев—южная оконечность Урала.

Следовательно по данным Алехина граница ковыльной и луговой степи совпадает с синператой № 4 гораздо более точно, чем по устаревшим данным Танфильева.

Из всех приведенных выше данных мы видим, что синперата № 4 подобно рассмотренным выше совпадает весьма точно с рядом границ, отделяющих различные климатические, почвенные и геоботанические области.

Синперата № 5

В отличие от всех описанных выше общих границ распространения различных Mammalia эта синперата является не линией, а по-

---

[1] Картография русских почв, СПБ, 1871.
[2] Пределы лесов на юге России, СПБ, 1894.
[3] Ботанико-географический очерк Европейской России, П., 1923.

лосой, по которой параллельно друг другу проходят южные (ряда одних видов) и северные (ряда других форм) границы ареалов. Эта полоса тянется по границе Прикаспийской низменности.

Полосной характер этой синператы объясняется тем, что экологические условия районов, лежащих к югу и к северу от данной синператы, резко отличные друг от друга, вместе с тем переходят одна в другие на территории пограничной полосы весьма постепенно.

Климатические условия полупустынь Прикаспийской низменности отличаются большой сухостью воздуха: относительная влажность в главном минимуме равна только 35—40%. Это заставляет выделять этот район в особую климатическую область—область сухих степей. Проф. Каминский[1] проводит северо-западную границу этой области по линии низовья Илеке—г. Уральск—южнее Саратова—по нижнему течению Волги до Красноармейска—Ергени—Ставрополь, т. е. по средней линии полосы синператы № 5.

Вся территория Прикаспийской низменности освободилась от моря сравнительно недавно, поэтому на ее площади еще не успел образоваться черноземный почвенный слой; образование последнего задерживается также большой сухостью воздуха этого района. Почвы Прикаспийской низменности слагаются из солонцеватых и солончаковых комплексов, сменяемых местами барханными и закрепленными песками.

По краям низменности солонцы и пески постепенно сменяются каштановыми почвами, которые вскоре заменяются черноземом. Достаточно взглянуть на карту почв Прасолова или Глинки, чтобы убедиться в том, что полоса каштановых почв точно совпадает с полосой синператы № 5; граница солонцов и каштановых почв идет параллельно южной границе синператы № 5, а линия, отделяющая каштановые почвы от черноземов, совпадает с северным пределом той же синператы.

Растительность Прикаспийской низменности носит явно полупустынный характер как по своему видовому составу, так и по характеру своих ассоциаций. Местная флора состоит преимущественно из ксерофитных и нередко галлофитных растений, которые не образуют сплошного травяного покрова, а слагаются в типичные открытые ассоциации, столь характерные для полупустынных районов. По всей площади Прикаспийской низменности, занятой солончаковыми и солонцовыми почвами и барханными песками, растительность остается более или менее однотипной как по типу своих ассоциаций, так и по видовому составу. Но севернее и западнее, где начинается полоса каштановых почв, растительный покров начинает резко изменяться, приобретая постепенно характер ковыльной степи, свойственной лежащей к северу зоне черноземов.

Этот переход растительных сообществ полупустынь Прикаспия в ассоциации типа ковыльной степи происходит очень постепенно на всем протяжении полосы каштановых почв. Постепенность изменений растительности в пограничной полосе между ковыльными степями Северного Кавказа, б. Нижневолжского и Куйбышевского края и полупустынями Прикаспия отмечается рядом авторов. Так например Буш[2] пишет: „Подзона полупустыни обнимает южную часть Сталинградского района, большую часть Астраханского края, территорию по р. Уралу, южную часть Оренбургского края, восточную

[1] Климатические области Восточной Европы, 1924.
[2] Ботанико-географический очерк Европейской России, П., 1924.

часть Предкавказья". Дальше этот же автор отмечает: „Между черноземными почвами травяной степи и светлыми глинистыми почвами пустынной степи существует ряд постепенных переходов. Вместе с почвой столь же меняется и растительность". В. Алехин проводит границу между зоной полупустынной растительности и зоной ковыльной степи по линии низовья Илека—Уральск—Саратов—по Волге до Красноармейска—Элита—к Ставрополю, т. е. как раз по средней линии полосы синператы № 5. Этот же автор отмечает постепенность перехода ковыльной степи в свойственные полупустыне типчаково-ромашниковые ассоциации, в свою очередь сменяемые по берегу Каспия полынковыми сообществами.

Из этого краткого обзора мы видим, что по границе Прикаспийской низменности проходит довольно широкая полоса, на территории которой климат, почвы, растительность и фауна млекопитающих черноземных степей Кубани, Ставрополя, Дона, Саратовского района и Среднего Заволжья постепенно сменяются климатами, почвами, растительностью и фауной полупустынь Прикаспийской низменности. Это обстоятельство объясняет нам, почему синперата № 5 является не линией, а довольно широкой полосой, где границы ареалов различных видов Mammalia не совпадают друг с другом, а идут параллельно друг другу, правда, на очень близком расстоянии. Это показывает, что различные виды, свойственные черноземным степям и не приспособленные к жизни в полупустынях Прикаспия, имеют разную степень пластичности в приспособлении к неблагоприятным для них условиям последних и потому проникают к югу и востоку на различное расстояние. И напротив, зверьки полупустынь оказываются неодинаково приспособленными к проникновению в переходную зону между полупустыней и ковыльной степью.

Синперата № 6

Данная синперата тянется узкой полосой от г. Николаева через Верхнеднепровск к Мариуполю, отделяя степи Крыма и материковой части б. Таврической губ. от остального пространства степной полосы юга Европейской части Союза. Она служит южной границей распространения слепца, полевой мыши, мыши-малютки и горностая и северным пределом распространения слепушонка, общественной полевки и емуранчика в пределах Украинских степей. Прежде, судя по палеонтологическим находкам в Крымских степях, встречался корсак.

Подобное совпадение границ распространения ряда видов Mammalia объясняется весьма резким различием в условиях существования животных в районах, лежащих к югу и северу от этой синператы. В то время как к северу расстилаются тучные черноземные ковыльные степи, к югу расположены степи с каштановыми почвами с вкрапленными участками солончаков и с резко выраженной ксерофитной растительностью, несколько напоминающей флору полупустынь Прикаспийской низменности.

Эти районы, лежащие к югу и к северу от синператы № 6, резко разнятся по своим климатическим особенностям. Проф. Каминский[1] относит степи Крыма и прилегающих к Перекопу районов Украины к особой климатической области—области сухих каштановых степей, в которую кроме этих районов входят степи Северного и Восточного Казахстана и Прикаспийской низменности; северная граница

[1] Климатические области Восточной Европы, 1924.

этой области в пределах Украины весьма точно совпадает с синператой № 6. Если относительная влажность в Украинских степях имеет свой главный минимум в 1 час дня в июле и августе равным 39—44%, то относительная влажность в Таврических степях в эти месяцы равна только 35—40%. Средняя температура лета (июнь—июль—август) в первом районе равна 20—23°, во втором тоже 20—23°.

Почвы степей Крыма и прилегающих районов Украины также резко отличны от таковых более северных районов, что и заставляет почвоведов относить эти степи к зоне каштановых почв, к которой принадлежат также степи Прикаспийской низменности и северного Казахстана. Еще Рупрехт отметил, что в Черноморских и Таврических степях „чернозем совершенно не образовался". На карте почв мира, составленных Глинкой и Прасоловым, степи Казахстана, Прикаспия и Тавриды отнесены к одной зоне—зоне каштановых почв, тогда как остальная часть Украины—к зоне черноземов.

Францессон и Саввинов[1] в своей работе о почвах Аскания-Нова пишут, что последние должны быть разбиты на два резко отличных почвенных типа. Первый из них представлен пятнами бедного чернозема; второй же, покрывающий большую часть территории заповедника—это столбчатые солонцы. Подобная сложная комплектность почв Аскания-Нова вызывает и мозаичность растительного покрова—пятна чернозема покрыты дерновинами ковыля, а на солонцах развивается типично ксерофитная растительность, близкая к флоре Казахстанских степей (Poa bulbosa, Kochia prostrata, Testuca sulcata, Artemisia maritima и другие ксерофиты). Эти же авторы отмечают, что южнее Аскания-Нова—к Сивашу—пятна чернозема попадаются все реже, а растительность делается все более ксерофитной.

Проф. Пачосский[2] считает, что степи Крыма и прилегающих районов являются более молодым типом степи, территория которой освободилась из-под моря позднее, чем степи Украины и Северного Кавказа. Поэтому на них не успел образоваться еще почвенный слой чернозема с сопутствующим ему типом ковыльной степи. Вместе с тем указанный автор отмечает сходство растительной степи изучаемого района (особенно участков, расположенных на возвышенных плато и на солонцах) с флорой Прикаспийской низменности. Одновременно флора степей обоих этих районов—Тавриды и Прикаспия—сохранила повидимому ряд форм ранее, в послеледниковое время, широко распространенных по всем Южнорусским степям, но затем оттесненным к югу (в Тавриду с одной стороны и в Прикаспийскую низменность—с другой) наступавшими с севера ковыльными черноземными степями.

Изучение состава фауны млекопитающих степей Крыма и Присивашских районов УССР показывает, что фауна этих районов также содержит ряд видов явно реликтового характера. Такими видами мы считаем слепушонка, общественную полевку и емуранчика. Все эти три вида имеют резко выраженный прерывчатый ареал. Они встречаются в Крымских и Южноукраинских степях, отсутствуют в Донских и Кубанских районах и вновь, уже в других подвидах, появляются в полупустынях Прикаспийской низменности.

Уже подобный прерывчатый ареал распространения указывает на реликтовый характер этих видов. Палеонтологические находки костей

---

[1] Основная черта почвенного покрова государственного заповедника Аскания-Нова, Сб. „Степной заповедник Аскания-Нова", 1928.

[2] Целинная заповедная степь Аскания-Нова, Сборник статей об Аскания-Нова и разных других работ.

слепушонка в Североукраинских степях подтверждают это предположение. Кроме того палеонтология учит нас, что степям Крыма и юга Украины еще недавно свойственны были еще два вида, характерные для полупустынь Прикаспия,—это корсак и сайга. Все вышесказанное заставляет нас считать, что в послеледниковое время (субарктический период), когда весь юг Европейской части СССР был занят лессовой полупустыней с сухим климатом и ксерофитной бедной растительностью, по всему этому району была распространена фауна, близкая к современной фауне Казахстана, Калмыцких степей и равнинного Дагестана. Палеонтологические находки костей сайги, тушканчиков и некоторых других полупустынных животных в Германии подтверждают это предположение. Но начавшееся затем наступление с севера на юг черноземных ковыльных степей—процесс, очень хорошо изученный рядом геоботаников,—оттеснил к югу фауну полупустынь, а вскоре и разорвал область распространения ряда типичных видов этой фауны на два оторванных друг от друга района, один из которых охватывал степи Крыма и прилегающие районы УССР, другой—Прикаспийскую низменность. Следующие затем процессы изменения климата, почвы и растительности Таврических степей повлекли за собой исчезновение ряда видов млекопитающих, свойственных полупустыни, но некоторые из них—слепушонки, общественная полевка и емуранчик (на песках)—сохранились поныне.

Из этого обзора мы видим, что данные почвоведения, геоботаники и зоогеографии о характере происхождения степей Крыма и прилегающих районов Украины полностью совпадают, одновременно дополняя и подтверждая друг друга.

Своеобразный характер этих степей, их большая сухость, ксерофитная растительность, каштановые и солонцовые почвы обусловливают повидимому и то, что в эти степи не проникают такие формы, как слепец, мышь полевая и мышь-малютка. Отметим, что эти виды и в Прикаспийской низменности и в Северном Казахстане не заходят в полосу с каштановыми почвами и ксерофитной и галлофитной растительностями.

Синперата № 7

Эта линия общих границ распространения в Крыму ряда степных видов млекопитающих (суслик малый, тушканчик большой, полевка, общественная полевка, слепушонка и некоторые другие), как было указано выше, проходит приблизительно по линии Севастополь—Симферополь—Ст. Базар—Карадаг. Нетрудно видеть, что эта линия проходит по предгорьям крымских гор, отделяя фауну степной части полуострова от его горных районов.

Происхождение фауны горной части Крыма с ее своеобразными лесами, носящими отчасти реликтовый характер, уже давно интересует зоологов. Различными авторами был предложен целый ряд гипотез о происхождении этой своеобразной фауны. Я не буду останавливаться на подробном разборе этих гипотез, укажу лишь, что большинство авторов сравнивало фауну лесов Крыма с животным миром Кавказа (Кеппен, Никольский и др.) или Балкан (Семенов Тян-Шанский), но очень немногие исследователи обращали внимание на взаимоотношение этой фауны с фауной Украинских и Донецких степей. Только Браунер пытается доказать, что фауна млекопитающих гор Крыма является обедненной фауной Южноукраинских степей с примесью некоторых форм, акклиматизированных здесь человеком.

Между тем, мне кажется, что детальное сравнение состава фауны Mammalia лесной части Крыма с фауной степей его равнинной половины и степей прилегающих частей материка дает очень много для правильного понимания ее происхождения.

Фауна млекопитающих Южного берега Крыма (за исключением летучих мышей) необычайно бедна.

Бросается в глаза отсутствие в Крыму видов млекопитающих, населяющих островные леса юга СССР, не говоря уже о таежных формах.

Так, в Крыму нет лесной куницы (Martes martes L.), черного хоря (Putorius putorius L.), белки (Sciurus vulgaris L.), сонь (виды: Glis glis L. Eliomys quercinus L., Dyromys nitedula Pall., Muscardinus avellanarius Pall.), рыжей и пашенной полевки (Evotomys glareolus Schr. M. agrestis L.), зайца-беляка (Lepus timidus L.), как мы видели, форм, широко распространенных по островным лесам юга Союза. А ведь нельзя сказать, что их нет в Крыму потому, что физико-географические условия Крыма не подходящи для их жизни. Ведь все эти формы (кроме беляка) широко распространены по лесам Западной и Южной Европы— лесам, очень сходным как по составу растительности, так и по климату с лесами Южного берега Крыма. Отсутствие этих форм в Крыму, мне кажется, служит очень веским доказательством того, что леса Крыма и островные леса материковой части юга СССР с давних времен были разобщены широкой полосой степи. Мнение некоторых авторов, объясняющих отсутствие в Крыму этих „лесовиков" истреблением их человеком или хищниками, очень мало вероятно. Остается совершенно неясным, почему в с е „лесные" формы были совершенно истреблены, тогда как „степные" виды сохранились? Как известно, большинство геоботаников и почвоведов также придерживается того взгляда, что наши степи, по крайней мере в большей своей части, всегда были безлесны. Назову несколько имен—Бэр, Бекетов, Рупрехт, Докучаев, Танфильев, Краснов,—все эти авторы единогласно говорят, что степь всегда была степью. Г. Танфильев пишет: „Рупрехтом, Бекетовым и Докучаевым путем изучения почвы, ее происхождения и структуры показано, что наши степи были, по крайней мере в большей своей части, безлесны" и далее „едва ли остается какое-либо сомнение в ошибочности убеждения Гофмана и Полимпсестова, будто безлесие степей есть явление искусственное, вызванное деятельностью человека". Как мы видим, данные почвоведения и геоботаники великолепно совпадают с вышеуказанными данными зоогеографии. Наконец находки Браунером костей байбака, слепца и других степных грызунов в лесах б. Екатеринославской и б. Херсонской губерний также указывают на давность степного характера этого района СССР.

Фауна млекопитающих крымских лесов состоит из двух резко отличных компонентов. К первому из них принадлежат только два вида из ныне живущих Mammalia Южного берега Крыма—олень (Cervus elaphus L.) и косуля (Capreola sp?). Эти два вида повидимому являются реликтом фауны Южного Крыма ранне послетретичных времен[1]. Ко второму компоненту современной фауны млекопитающих лесной части Крыма относятся все остальные виды, найденные в этом районе. Откуда же пришли все виды этой группы, составляющие $^{9}/_{10}$ общего числа видов Mammalia, найденных на Южном берегу Крыма? Мне кажется, что сравнение списка этих видов со списками

---

[1] Кости оленя и косули найдены в палеолитовых стоянках человека вместе с костями пещерного медведя, дикого кота и других животных в пещерах Крыма.

форм, населяющих степи Крыма и Днепро-Донские степи, дает на этот вопрос исчерпывающий ответ.

Привожу таблицу, где произведено подобное сравнение.

Виды	Горы Крыма	Степи Крыма	Степи Южной Украины
I. Rodentia			
1. Lepus europaeus Pall. . .	+	+	+
2. Epimys norvegicus Erxl.	+	+	+
3. Epimys rattus L.	+	+	+
4. Mus musculus L. . . .	+	+	+
5. Mus flavicolis Melh . . .	+	+	+
6. Mus sylvaticus L.	+	+	+
7. Cricetulus migratorius Pall.	+	+	+
8. Arvicola amphibius L. .	+	+	+
9. Microtus arvalis Pall. . .	+	+	+
II. Carnivora			
10. Canis lupus L.	+	+	+
11. Vulpes vulpes L. . . .	+	+	+
12. Martes foina Erxl. . . .	+	+?	+
13. Putorius eversmanni Less.	+	+	+
14. Mustela nivalis L. . . .	+	+	+
15. Meles meles L.	+	+	+
III. Inscotivora			
16. Erinaceus roumanicus B. Hem.	+	+	+
17. Sorex araneus L.	+	+	+?
18. Sorex minutus L. . . .	+	+	+?
19. Crocidura leucodon Herm.	+	+	+?
20. Crocidura suaveolens Pall.	+	+	+—?
21. Neomys fodiens L. . . .	+	+	+?

Из этой таблицы ясно видно, что все виды фауны горной части Крыма (за исключением косули и оленя) встречаются также в степях Крыма и прилегающей части Украинской степи.

Если мы будем сравнивать состав фауны млекопитающих степной и горной частей Крымского полуострова, то убедимся, что очень многие виды, населяющие степи, не встречаются в горной части страны. В состав фауны Южного берега Крыма вошли те виды степной области, которые нашли здесь подходящие экологические условия. Так например в леса Крыма не заходят суслики, тушканчики, хомячки, слепушонки, полевки общественные, мышевки южные, перевязки, т. е. все те виды, биология которых тесно связана с открытой степью. Нетрудно видеть, что фауна горной области (за исключением оленя и косули) состоит из двух категорий видов: 1) видов, жизнь которых не связана с какой-либо станцией, т. е. встречающихся в самых различных условиях, и 2) видов, хотя и широко распространенных по Украинским степям, но избегающих открытой степи и выбирающих для своего местообитания балки, сады, скалы и другие подобные станции. К первой категории относятся волк, лиса, хорек, ласка, полевка обыкновенная, мышь домашняя, заяц-русак. Ко второй— барсук, все виды землероек, еж, водяная крыса, лесная и желтогорлая мышь.

Итак, фауна млекопитающих горной части Крыма является повидимому обедненной фауной степей этого полуострова, которая, как мы видели, самая обедненная фауна Днепро-Донской степи. Кроме того на Южном берегу сохранились две реликтовые формы—косуля и олень. Происхождение последних крайне загадочно. Ясно только, что эти формы—остатки древней фауны Mammalia, некогда населяющей горы Крыма.

Каково происхождение этой фауны и каковы причины, вызвавшие ее исчезновение, покажут будущие исследования. Пока же вопрос можно считать открытым.

II. СИНПЕРАТЫ, ПРОХОДЯЩИЕ С СЕВЕРА НА ЮГ

Из трех отмеченных мной синперат этой категории одна—синперата В—безусловно обусловлена теми значительными различиями в условиях существования, которые находят млекопитающие на западе и на востоке от этой линии. Как было указано выше, синперата В проходит от Архангельска через Вологду и Кострому к Горькому, ограничивая распространение на запад бурундука и в прежнее время соболя.

Как показало исключительно интересное исследование А. Н. Формозова, распространение этих видов тесно связано с распространением тайги восточного типа, т. е. хвойных лесов из лиственницы, кедра, пихты и ели и сосны. И действительно синперата В точно совпадает с западной границей пихты и очень близка с таковой лиственницы, как это видно на карте 7. Следовательно причиной возникновения синператы В является различный тип (западный и восточный) тайги к западу и к востоку от этой линии.

Совершенно иные причины обусловливали образование синперат А и Б. Как было указано выше, первая из них тянется по руслу Днепра от Запорожья до его устья, а вторая—по Волге на протяжении от Казани до дельты. Экологические условия правого и левого берегов Днепра и Волги на большей части протяжения синперат А и В весьма близки, если не однородны. Поэтому причину возникновения этих линий мы принуждены искать не в различных условиях существования в районах, лежащих к западу и востоку от них, а в том, что русла крупных рек, по которым эти синператы проходят, являются непреодолимым препятствием к расселению на запад или восток многих видов грызунов, впадающих в длительную зимнюю спячку. Эти виды зимой не могут перейти русло Волги и Днепра по льду, так как они в это время спят, а летом широкие потоки этих рек являются препятствием, непреодолимым для этих мелких видов. Это объясняет нам, почему синператы А и В служат восточной или западной границей только тех видов, которые зимой впадают в спячку.

ГЛАВА III

О ЗАКОНОМЕРНОСТЯХ РАСПРОСТРАНЕНИЯ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ МЛЕКОПИТАЮЩИХ, АРЕАЛЫ КОТОРЫХ НЕ УКЛАДЫВАЮТСЯ В СЕТКУ СИНПЕРАТ

Граница ареалов большинства млекопитающих, встречающихся на территории Европейской части СССР, точно совпадает с той или иной синператой или с побережьем одного из морей, омывающих эту часть нашей страны. Но все же фауна описываемого района включает ряд видов Mammalia, граница области распространения которых полностью или частично не укладывается в сетку синперат.

Попытаемся же вскрыть те причины, которые обусловливают современное распространение этих видов.

К числу последних прежде всего относятся все виды летучих мышей. Большинство представителей этой группы населяет только южные части Европейской половины СССР; на север проникают только немногие виды этого отряда. Пользуясь собранными мной данными о нахождении отдельных видов летучих мышей на интересующей нас территории, я смог вычертить следующую карту распространения на север наиболее обычных форм Chiroptera, а именно: Ambbyotis nilssonii Keys, Pipistrellus nathusii, Pipistrellus pipistrellus Schr., Myotis daubentonii Kühl., Myotis myotis L., Rhinolophus ferrum equinus Schreb.

Как мы видим из карты № 8, северные границы распространения различных видов летучих мышей совершенно не совпадают с границами отдельных ландшафтных зон изучаемого района. Но вместе с тем в направлении линии этих границ нетрудно подметить определенную закономерность. Северные границы распространения тех видов, которые особенно далеко проникают на север, идут приблизительно прямо с запада на восток, по параллелям. Северные границы видов, доходящих на север до центральных районов, всегда имеют некоторое склонение к югу по направлению с запада на восток. Иначе говоря, в западных районах эти границы проходят наиболее далеко к северу, в центральных спускаются уже несколько к югу, а в восточных склоняются к югу еще сильнее. Наконец северные границы распространения тех видов, которые встречаются только на юге Европейской части СССР, начинаются на западе значительно севернее, чем кончаются на востоке (см. карту).

При изучении северных границ распространения различных летучих мышей на территории Восточной Европы невольно бросается в глаза удивительное сходство в их направлении с направлением тех линий, которые вычерчивают метеорологи, соединяя отдельные пункты с одинаковым количеством морозных дней или, иначе говоря, с одинаковой продолжительностью зимы. На карте № 8 эти линии изображены сплошными линиями. Совпадение северных границ распространения различных видов летучих мышей с линиями одинаковой продолжительности морозов настолько наглядно и полно, что едва ли можно сомневаться в том, что именно различная продолжительность зимы в разных районах Восточной Европы обусловливает степень продвижения этих видов на север. Если мы вспомним, какую огромную роль играет зимний период в жизни летучих мышей, зависимость их распространения от продолжительности зимнего периода станет легко объяснимой.

Следовательно северные границы распространения отдельных видов Chiroptera по территории Европейской части СССР повидимому являются типичными климатическими границами. Южные границы ареалов этих млекопитающих проходят преимущественно вне территории изучаемого района.

Вторая группа видов, ареалы которых не укладываются в сетку синперат, заключает следующие формы—различные виды семейства сонь (полчок, соня садовая, соня лесная, соня орешниковая), желтогорлую мышь и возможно куницу-белодушку. Область распространения этих форм вдается в пределы Европейской части Союза с запада широким языком, постепенно сужающимся к востоку. Северная граница всех этих форм (кроме каменной куницы) начинается у Ладожского озера, проходит к югу между Смоленском и Тверью, огибает с юга Москву и тянется дальше по Оке и Волге к Казани и далее теряется где-то в Заволжье. На юг эти формы распространены до самого южного предела лесной и кустарниковой растительности в Южнорусских степях.

Проф. А. Н. Формозов[1] в своем анализе причин современного распространения различных видов сонь по СССР совершенно правильно подметил зависимость последнего от распространения в Восточной Европе широколиственных лесов, область распространения которых весьма точно совпадает с ареалом семейства сонь. Этот автор правильно рассматривает различные виды сонь в преде-

---

[1] Об особенностях ареалов русских сонь и бурундуке, Бюлл. Моск. о-ва испытателей природы, 1928.

лах описываемого района как реликтовые формы широколиственных лесов, покрывающих в атлантический и суббореальный период бóльшую часть территории Восточной Европы и затем частично вытесненных пришедшей с востока елью.

Я прибавлю лишь, что таким же реликтом широколиственных лесов на мой взгляд является также желтогорлая мышь; ареал этого вида с большой точностью совпадает с областью распространения сонь.

Б. П. Юргенсон[1] пытается доказать, что к этой же группе реликтов широколиственных лесов относится также каменная куница, но я считаю, что наши сведения о распространении этого вида по Европейской части СССР настолько бедны и неточны, что судить об этом рано.

Весьма загадочным является также современное распространение по территории Европейской части СССР различных видов сусликов. Как мы видели выше, северные границы ареалов крапчатого и рыжеватого суслика точно совпадают с синператой № 3, причем крапчатый суслик встречается к западу от синператы Б (Волги), рыжеватый к востоку от этой линии. Серый (малый) суслик распространен на юг до Каспийского и Азовского морей; на Северном Кавказе этот суслик в настоящее время энергично расселяется к югу и к западу (в степи предгорьев и на Кубань). Западной границей распространения малого суслика служит синперата А (Днепр), которая одновременно совпадает с восточным пределом расселения на южной Украине крапчатого вида. Последний к западу от Днепра распространен вплоть до побережья Черного моря.

Следовательно северная, восточная и западная части южной границы ареала крапчатого суслика, северная и западная границы области распространения рыжеватого вида и южная и западная границы той области, где встречается малый суслик, точно совпадают с той или иной из синперат или с побережьем южных морей. Западная граница распространения первого вида и восточные пределы ареалов двух других видов проходят вне пределов Европейской части СССР.

Напротив, северная граница области распространения малого суслика на всем ее протяжении и южные границы ареалов крапчатого суслика (от Днепра до Волги) и суслика рыжеватого (от Волги до Урала) не совпадают ни с одной из отмеченных мной синперат, хотя и проходит приблизительно параллельно синперате № 4. Вместе с тем эти границы на всем своем протяжении точно совпадают друг с другом; иначе говоря, северная граница распространения малого суслика в то же время является южной границей ареалов сусликов крапчатого и рыжеватого.

Эта общая граница распространения различных видов сусликов, начинаясь на левом берегу Днепра, проходит через Ново-Московск—Павлодар—Изюм—Артемовск—Луганск—северные районы Северо-кавказского края к г. Камышину, где сворачивает на север до г. Вольска, пересекает здесь Волгу и проходит дальше по р. Иргизу и Общему Сырту к Оренбургу. Следовательно эта линия проходит несколько к югу от синператы № 4, но все время параллельно ей. Ряд авторов, наблюдавших сусликов в тех районах, где встречают ареал распространения крапчатого и малого или малого и рыжеватого сусликов, отмечает, что заметить какую-либо связь между распространением различных видов сусликов в этих районах с распре-

---

[1] Об особенностях ареалов, Зоол. журнал, т. 42, в. 1.

делением тех или иных экологических условий обычно не удается. Так например П. А. Свириденко пишет: „Надо отметить, что естественных границ, обусловливающих распространение в. Донецком округе двух сусликов—C. musicus и C. suslica,— не наблюдается. Рельеф, почва и растительность всего этого района, занимаемого двумя видами сусликов, в общем одни и те же. Однако здесь не имеет места захождение одного вида на территорию, занятую другим.

Чем же в таком случае объясняется совпадение южных границ областей распространения крапчатого и рыжеватого сусликов с северным пределом ареала суслика малого? Почему два первых вида не продвигаются к югу, а суслик малый не идет дальше на север? Ведь в Правобережной Украине крапчатый суслик распространился к югу до самого побережья Черного моря, далеко заходя в пределы области чистой степи; почему же он не мог сделать того же по левому берегу Днепра?

Наиболее правдоподобное объяснение этой загадке, мне кажется, заключается в следующем: как известно, биология всех трех видов суслика (особенно крапчатого и малого) очень сходна. Поэтому мы можем, несколько условно правда, рассматривать всех сусликов как один „биологический“ вид, расселенный по всей площади области степи и лесостепи. Иначе говоря, мы можем рассматривать различные виды сусликов как формы, викарирующие и играющие в биоценозах степей различных районов приблизительно одинаковую роль.

А раз это так, то мы можем рассматривать границы, отделяющие ареалы крапчатого и рыжеватого сусликов от области распространения C. pygmaeus как границы между викарирующими формами (ривалитетные границы по терминологии Станчинского). Это предположение подтверждается тем, что ряд авторов отмечает не только конкуренцию особей различных видов сусликов в тех районах, где области их распространения сходятся друг с другом, но и настоящую борьбу этих видов путем ожесточенных драк между особями разных видов, оканчивающихся нередко смертью одного из противников (Зарудный и др.). Все вышесказанное делает предположение о „ривалитетном“ характере границы между ареалами различных видов сусликов весьма вероятным, хотя окончательно доказать это предположение сейчас за недостатком материалов и специальных наблюдений невозможно.

Наконец есть еще одна группа видов млекопитающих, ареалы которых не укладываются в сетку синперат,—это те виды, которые, придя в Европейскую часть СССР или с востока—из Сибири и Казахстана и с запада—из Западной Европы, еще не успели занять всей той области, где они смогли бы найти подходящие для своего обитания условия, и тех районов, достигнуть которых не мешает какое-либо непреодолимое препятствие. Такие виды не имеют уже установившегося ареала и продолжают быстро расселяться, появляясь в тех районах, где их раньше никогда не было. К этой группе видов я отношу следующие формы: 1) колонок, 2) еж ушастый и возможно некоторые другие виды.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XV 1936 г. ВЫП. 1

ФАУНА МЛЕКОПИТАЮЩИХ ВАЛДАЙСКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ[1]

С. У. Строганов

Научно-исследовательский институт зоологии Московского государственного университета

I ОТРЯД INSECTIVORA

1. Talpa europaea europaea L. (1758) (крот обыкновенный)

(Исследовано 215 экземпляров)

Крот, водящийся в районе Валдайской возвышенности, принадлежит к типичной форме. Здесь нередки различные красочные уклонения среди кротов. В моей коллекции имеется шкурка крота из Валдайского района Ленинградской области серо-коричневатого цвета. Второй крот, добытый там же, имел на брюхе яркое оранжевое пятно величиной больше пятикопеечной монеты.

Крот — самый широко распространенный вид в нашем крае. Его здесь находили: В. И. Покровский (1879—1882), В. Эсаулов (1878), В. В. Раевский и Л. Г. Капланов (1929) и др. Как раньше мной было отмечено (1934), к какой-либо определенной стации здесь крот не приурочен. Встречается он за немногими исключениями везде и в большом количестве. Его находят на пашне, на лугу, в хвойных, лиственных и смешанных лесах, по суходолам, низинам и т. д. Зимой его ловят даже в подпольях крестьянских изб.

Объектом промысла крот стал только в последние пять-шесть лет. В местах интенсивного промысла сильно падает численность этого зверька. Так, в Пеновском районе за три-четыре года крот настолько был выловлен, что 20 парами кротоловок в 1933 г. можно было поймать 1—2 кротов, тогда как раньше в тех местах обычно попадалось 10—15 кротов. Что уменьшение численности крота вызвано его усиленным промыслом, доказывается тем, что в соседних районах, где крот мало промышляется или промысла крота совсем нет, численность популяции его обычна. Во второй половине мая мне попадались самки, беременные пятью эмбрионами.

2. Desmana moschata L. (1758) (выхухоль)

(Исследован 1 экземпляр)

Один экземпляр выхухоли мной добыт 29 апреля 1933 г. в заводи реки Малой Коши при впадении ее в Волгу. Это первая достоверная находка выхухоли в верховьях Волги. По сообщению Г. Л. Граве (1933) пушно-заготовительной конторой Госторга в Ржеве была при-

[1] Продолжение. См. Зоологический журнал, т. XIII, в. 4, 1934.

нята шкурка выхухоли, пойманной, как можно предполагать, в одном из водоемов бассейна Волги. Приведенные данные пополняют наши сведения о распространении выхухоли и значительно отодвигают границу ее современного ареала в северо-западном направлении. Ближайшие места находок выхухоли в настоящее время известны следующие. Различными исследователями (Л. П. Сабанеев, Л. В. Шапошников, Г. А. Шестаков и др.) выхухоль найдена в притоках бассейна Волги: Унжа, Которосль (под Ярославлем), верховья Клязьмы (под Орехово-Зуевым) и среднее течение Оки (близ Серпухова Московской области).

3. Erinaceus europaeus centralrossicus Ognev (1926) (еж среднерусский)

(Исследовано 4 экземпляра)

Собранные мной ежи принадлежат к среднерусскому подвиду, описанному С. И. Огневым (1926) из Сычевского района Западной области. По окраске и размерам мои экземпляры тождественны с ежами из terra typica.

Еж принадлежит к самым обыкновенным видам фауны рассматриваемой области. Он встречается не только по суходолам, но и в заболоченных лесах. Его можно найти всюду за исключением сфагновых болот. Гнездо ежа представляет собой небольшое углубление в почве под пнем или в корнях какого-нибудь дерева или кустарника, заполненное сухой листвой и разными мягкими травами. В неволе еж быстро привыкает к человеку и не свертывается, когда его берут на руки. Еж очень прожорлив. У меня он поедал в большом количестве тушки кротов, крыс, полевок и других млекопитающих.

4. Sorex araneus araneus L. (1758) (обыкновенная землеройка)

(Исследовано 289 экземпляров)

Изучив собранный мной материал по Sorex araneus, я не мог констатировать каких-либо существенных систематических отличий наших экземпляров от типичной формы этого вида. Размеры их таковы: длина тела с головой 57,8—76,5 мм (*M* 62,2); хвоста 37,7—52,2 мм (*M* 42,9), задней ступни 14,4—13,5 мм (*M* 13,3); общая длина черепа 18,2—19,2 мм (*M* 18,9); кондило-базальная длина 17,9—18,7 мм (*M* 18,2); ширина черепа 9,0—9,9 мм (*M* 9,4); высота 5,5—6,5 мм (*M*6,2); расстановка foramina infraornbitalia 2,4—3 мм (*M* 2,7); ширина межглазничного промежутка 3,5—3,8 мм (*M* 3,6 мм), длина верхнего ряда зубов 8,2—8,9 мм (8,7).

Из морфологических особенностей отмечу изменчивость формы зубов, именно промежуточных. Помимо описанных С. И. Огневым (1913) изменений этих зубов я хочу указать, что, как показывает мой материал, состоящий из 289 черепов, у четвертой части исследованных экземпляров два первых промежуточных зуба очень велики и равны или почти равны между собой; они значительно превышают по величине третий и четвертый, которые также равны или почти равны друг другу. Контраст в толщине и размерах между этими двумя парами зубов настолько велик, что только по зубам без учета конфигурации и размеров черепа совершенно нельзя определить, к какому виду относится данный череп. По структуре зубов эти черепа больше всего

похожи на черепа S. a. satunini Ogn. и S. p. ultimus Allen, от которых они однако резко отличаются размерами и строением.

Подобная структура промежуточных зубов S. araneus araneus L., насколько мне известно, не описана еще ни одним автором. Нужно указать, что имеются постепенные переходы в строении зубов от описанной формы к типичной. Повидимому это представляет собой резко выраженный тип личной краниологической изменчивости S. araneus.

Sorex araneus принадлежит к типичнейшим представителям фауны млекопитающих исследованной местности. Стации ее весьма разнообразны. Втречается она во всех типах хвойных лесов и чернолесья по пустошам, на лугах, покрытых кустарником, в поймах рек, по закрайкам сфагновых болот и т. п. Повидимому она все же предпочитает более сырые места, так как на возвышенностях встречается реже.

Иногда эти землеройки попадались мне вместе Neomys fodiens Schreb. и Evotomys glareolus Schreb.

Что касается сроков деторождения и других периодических явлений, то проследить таковые к сожалению мне не удалось. Отмечу только, что в течение июня—сентября мне ни разу не удалось добыть ни беременной, ни кормящей самки землеройки.

5. Sorex tundrensis europaeus subsp. nov. (европейская тундряная землеройка)

(Исследовано 39 экземпляров)

Изучая палеарктических землероек Sorex ultimus Allen, я пришел к выводу о полной идентичности этого вида с североамериканской Sorex tundrensis Merriam, описанной в 1900 г. с Аляски. Изучение коллекционного материала в зоологических музеях Московского университета и Академии наук показало, что по структуре черепа и другим пластическим признакам Sorex ultimus Allen, описанная в 1914 г. из-под Нижнеколымска, совершенно не отличается от Sorex tundrensis с Аляски. Так, череп обоих этих видов характеризуется узкой расстановкой foramina anteorbitalia, укороченным носовым отделом и уплощенностью в затылочной части. Размеры черепа S. tudrensis во всех частях полностью совпадают с таковыми черепа S. u. ultimus. Структура зубов у обоих видов одинакова. Два первых промежуточных зуба верхней челюсти или равны между собой или второй слабо превышает первый; третий значительно меньше двух первых; четвертый меньше третьего; пятый очень мал и едва заметен в зубном ряде.

Окраска S. tundrensis в зимнем мехе такая же резко двуцветная как и у S. u. ultimus; бока однотонны с брюшной стороной, темное поле спинной стороны очень узко. Единственное различие между этими формами заключается в окраске. Американская тундряная землеройка обладает сравнительно более светлым шоколадным цветом спинной стороны. Однако это красочное различие на наш взгляд не дает оснований для видовой диференцировки американской и палеарктической землероек, поэтому их следует рассматривать как подвиды одного вида. По приоритету Sorex ultimus должна называться Sorex tundrensis.

Таким образом в Палеарктике обитают следующие формы этого вида: Sorex tundrensis ultimus Allen, S. t. middendorfii Ognev, S. t. petshorae Ognev. и S. t. europaeus subsp. nov.

Систематическая близость наших землероек с североамериканскими представляет большой зоогеографический интерес. Близкое родство североамериканской фауны с фауной северо-восточной Азии отмечалось различными авторами (П. П. Сушкин, 1925, С. И. Огнев, 1926, Б. К. Штегман, 1931, Fr. Dahl, 1921 и др.). Здесь интересно отметить, что анадырская Sorex tundrensis ultimus по систематическим признакам (структура черепа и размеры) стоит гораздо ближе к американской S. t. tundrensis, чем к другим палеарктическим формам как S. t. middendorfii и др.

Вместе с тем просмотр материала по землеройкам с полной очевидностью показал, что на Кольском полуострове обитает Sorex tundrensis и два экземпляра этого вида были найдены мною в районе Валдайской возвышенности. Отнесение этих землероек к виду S. tundrensis помимо своеобразной в основном двуцветной окраски диктуется также строением черепа, который характеризуется структурой зубов, угловатостью и уплощенностью мозговой капсулы, суженностью ростральной части, а также развитием crista в области шва между ossa parietalia и укороченным носовым отверстием. Этих землероек я считаю принадлежащими к новому подвиду, который описываю здесь под названием Sorex tundrensis europaeus subsp. nov.

Тип: № 22867, 23.I.1931 г. А. Васильев leg. Берег Чун-Озеро, Кольский полуостров, Имандра (хранится в Зоологическом музее Академии наук СССР). Кроме типа 8 котипов.

Диагноз. По структуре черепа близка к S. t. middendorfii Ognev, но отличается от нее большей уплощенностью черепа в области мозговй капсулы. Общая длина черепа 18,4—18,8 мм, кондило-базальная длина 18,2—18,6 мм, ширина черепа 9,3 – 9,4 мм, высота 4,6—5,4 мм, ширина между foramina anteorbitalia 2,3—2,4 мм, длина верхнего зубного ряда 8,3—8,6 мм. Окраска зимнего меха двуцветная. Спина темнобурая резко переходит в светлосероватую окраску боков и брюха. Летний мех окрашен несколько светлее и на боках имеет слабый палевый налет.

Систематические заметки

Взаимоотношения нового подвида с другими формами этого вида приблизительно таковы.

По размерам все известные в настоящее время подвиды могут быть расположены в следующем порядке.

	S. t. ultimus Allen	S. t. petshorae Ogn.	S. t. middendorfii Ognev	S. t. europaeus subsp. nov.
Общая длина черепа	16,7—17,5	17,6—17,8	18,0 – 19,0	18,4—18,8
Кондило-базальная длина	16,2—17,9	17,2—18,2	16,8—18,0	18,2—18,6
Ширина черепа	8,6— 9,2	8,6— 9,1	8,1— 9,6	9,3— 9,4
Высота черепа	4,7— 5,8	5,4— 6,2	5,0— 6,2	4,6— 5,4
Ширина между foramina anteorbitalia	2,1— 2,3	2,2— 2,3	2,5— 3,1	2,3— 2,4
Длина зубного ряда	7,5— 7,9	7,8— 8,0	7,7— 9,1	8,3— 8,6

От смежной по распространению S. t. petshorae Ognev наш подвид помимо приведенных выше размеров отличается более темной окраской спины и темная полоса спины несколько более широкая.

Ближе всего S. t. europaeus subsp. nov. стоит к S. t. midendorfii Ognev, но отличается от нее более уплощенным черепом.

Распространение. Описанный нами подвид населяет Кольский полуостров и Архангельский север, где ее добыл В. Я. Паровщиков. Два экземпляра добыты мной в районе озера Селигер и в окрестностях города Валдая.

6. Sorex isodon ruthenus subsp. nov. (русская равнозубая землеройка)

Тип: № 117, ♀, 1.VI.1933 г., С. У. Строганов leg.

Калининская обл., окрестности озера Селигер. Кроме типа 7 котипов.

Диагноз. По типу черепа близка к Sorex araneus L., но имеет некоторые существенные отличия в строении черепа. Мозговая капсула его широка, массивна и угловата. Рострум грубый с более широким, чем у S. araneus L., межглазничным промежутком. Нижняя челюсть массивна с широким и толстым processus angularis. Первые четыре промежуточных зуба или равны между собой или очень слабо убывают в величине от первого к пятому, причем последний развит довольно хорошо. Размеры крупные: длина тела с головой 67,4—84,4 мм (M=77,4); хвоста 43,4—48,5 мм (M=46,7); задней ступни 12,7—15 мм (M=13,7). Общая длина черепа 19—19,8 мм (M=19,3); кондило-базальная длина 18,8—19,3 мм (M=19,0); ширина черепа 9,5—10 мм (M=9,7); его высота 5,8—6,3 мм (M=6,2); расстановка foramina anteorbitalia 2,4—2,8 мм (M=2,6); ширина межглазничного пространства 4—4,3 мм (M=4,2); длина верхнего ряда зубов 7,6—9 мм (M=8,2). Окраска своеобразна, почти однотонная. Спинная сторона черно-коричневатая. Бока и брюхо лишь немного посветлее спины.

Систематические заметки

Среди большого собранного мной материала по землеройкам оказались три интересных экземпляра, резко отличающихся от Sorex araneus L. своей как бы меланистической окраской и краниологическими признаками. Следует отметить, что эти землеройки были добыты в разное время и в районах, далеко отстоящих один от другого. Так, первый экземпляр был добыт Каплановым и Раевским в 1928 г. под г. Ржевом, второй экземпляр — мной в районе озера Селигер, а третий — в окрестностях г. Валдая. Имея только три экземпляра, я был склонен оставить открытым вопрос о таксономическом положении этих землероек, условно отнеся их к S. a. araneus L. и считая за резко выраженной редко встречающийся тип личной изменчивости, за меланистов. Благодаря любезности проф. С. И. Огнева я получил для систематической обработки около 60 спиртовых экземпляров землероек, собранных В. Я. Паровщиковым в Холмогорском районе Северного края. Среди серии хорошо диференцированных подвидов S. a. uralensis Ogn. и S. t. europaeus Strog. оказался один экземпляр, однотонно окрашенный, именно черно-коричневатой землеройки, череп которой по конфигурации и размерам настолько резко выделялся из серии черепов S. a. uralensis и S. t. europaeus, что относительно его видовой самостоятельности не могло быть сомнений. Этот череп оказался совершенно сходным с черепами однотонных землероек, найденных в районе Валдайской возвышенности. Обрабатывая эти материалы, я пришел к заключению, что исследованные землеройки по окраске и строению черепа ближе всего стоят

к описанной в 1924 г. С. С. Туровым из Баргузинской тайги особой natio сибирской бурозубки — Sorex araneus tomensis natio isodon. Отличия этой natio от S. araneus очевидны. Они заключаются в следующем.

1. При почти такой же или несколько меньшей длине черепа и при одинаковой расстановке foramina anteorbitalia, череп natio isodon массивнее, грубее, более мощный, клинообразный. Межглазничное пространство черепа шире (у S. a. tomensis Ogn. 3,6—3,9 мм, а у isodon 3,9—4,3 мм).

2. Первые четыре промежуточных зуба или равны между собой или весьма слабо убывают в величине от первого к пятому, который хорошо развит.

3. Одноцветная окраска дорзальной и вентральной сторон, которые почти однотонны.

Замечание Н. М. Дукельской (1930) о том, что уплощенность черепа isodon, указанная С. С. Туровым (l. c.) в диагнозе этой формы, не может быть принята за систематический критерий, так как этот признак явно возрастной,—справедливо, а потому его следует исключить из диагноза.

Имея в виду, что natio isodon повсеместно (Байкал, Семипалатинская обл., Туруханский край, Северный край, Калининская обл.) встречается в одном ареала с Sorex araneus L., следует признать, что эта форма представляет самостоятельный вид, которому по приоритету должно быть присвоено название Sorex isodon Turov.

По окраске Sorex isodon Turov совершенно не отличима от кавказской Sorex raddei Satun. Различия между этими видами заключаются в строении черепа. Череп S. raddei Satun. несколько короче, с более широкой мозговой капсулой и слабо развитой носовой частью. Первый промежуточный зуб у этой землеройки обычно равен второму; третий значительно меньше второго; четвертый заметно меньше третьего; пятый очень мал.

Вместе с тем исследование этого нового вида показало, что европейские представители его значительно отличаются от сибирских окраской и несколько более мелким черепом. Европейскую бурозубку я выделяю в особый подвид — Sorex isoodon ruthenus subsp. nov. Новый подвид хорошо отличается от Sorex isodon Turov следующими признаками:

1) Более клинообразным, коротким и расширенным в носовом отделе черепом. Общая длина черепа у Sorex isodon ruthenus subsp. nov. равна 19—19,8 мм, а у Sorex isodon isodon Turov— 19,8—20,7 мм. Ширина межглазничного промежутка у первой 4—4,3 мм, а у второй — только 3,9—4,1 мм; 2) окраска Sorex isodon ruthenus subsp. nov. более темная, насыщенная, черно-коричневатая S. t. isodon Turov обладает более светлым темнобурым цветом.

Что касается взаимоотношений Sorex isodon ruthenus subsp. nov. с западноевропейскими формами, то, судя по описанию, приведенному Miller (1912), ни к одной из них по систематическим признакам новый подвид близко не стоит.

Географическое распространение

Sorex isodon isodon Turov встречается в Баргузинской тайге (С. С. Туров, 1924). В Семипалатинской области эта землеройка была добыта в окресностях станицы Алтайской Доценко. На Алтае эта форма найдена П. Б. Юргенсоном, в Туруханском крае ее нашел В. Н. Скалон (р. Таз).

Sorex isodon ruthenus subsp. nov. В Северном крае добыл В. Я. Паровщиков. Я эту землеройку коллективировал в Валдайском районе Ленинградской области и в Пеновском районе Калининской области. В Ржевском районе один экземпляр был добыт Каплановым и Раевским (l. c.).

Равнозубая землеройка принадлежит к числу наиболее редко встречающихся видов нашей фауны. В районе Валдайской возвышенности среди 90 пойманных Sorex araneus было найдено только два экземпляра этой землеройки. Капланов и Раевский (l. c) в окрестностях Ржева поймали только одну Sorex isodon на 175 экземпляров Sorex araneus. Первый экземпляр был мной добыт близ лесосеки в сыром еловом лесу, а второй—в гороховом поле, в 2 км от опушки ельника кисличника (Piceetum oxalidosum).

7. Sorex macropygmaeus pleskei Ognev (1921) (средняя бурозубка Плеске)

(Исследовано 20 экземпляров)

По окраске, структуре черепа и другим пластическим признакам исследованные землеройки принадлежат к Sorex macropygmaeus pleskei Ogn. Вся изученная серия была добыта в ноябре и имела полный зимний мех. Окраска этого меха однотипна. Он интенсивный темнобуро-каштановый на спинной стороне, с охристым оттенком на боках. Брюшная сторона аспидно-серая.

Эта бурозубка встречается гораздо реже S. araneus L. и S. minutus L. Повидимому она живет отдельными колониями, хотя ее находят примерно в тех же стациях, как и S. araneus.

8. Sorex minutus minutus L. (1766) (землеройка крошка)

(Исследовано 6 экземпляров)

В моих сборах эта форма представлена серией из 6 экземпляров. По окраске и пластическим признакам мои землеройки ничем существенным не отличаются от московских подробно описанных С. И. Огневым (l. c. 1913, 1928). Плоскочерепной формы, описанной С. И. Огневым под названием Sorex minutus natio melanderi, столь обычной в сопредельных с районом моих исследований бывших Московской и Смоленской губ., мной не найдено.

S. m. minutus L. встречается гораздо реже S. a. araneus L. Добытые экземпляры все были встречены близ лесных деревень. В ловушку эта землеройка не попала ни разу. Один экземпляр был пойман кошкой, а остальные — пойманы руками на сенокосе.

9. Sorex tsherskii neglectus Ognev (1921) (среднерусская крошечная бурозубка Черского)

(Исследован 1 экземпляр)

Исследованный экземпляр крошечной бурозубки Черского имеет следующие размеры. Длина тела с головой 46,7 мм, хвоста 26 мм, задней ступни 9 мм, высота уха 4 мм. Общая длина черепа 13,1 мм, кондило-базальная длина 13,2 мм, наибольшая ширина 6,2 мм, высота 2,9 мм, ширина межглазничного промежутка 3 мм, ширина между foramina infraorbitalia 2,1 мм, длина верхнего ряда зубов 5,9 мм. Окраска дорзальной части довольно светлая серовато-бурая, с шелковистым блеском. Нижняя сторона серовато-белая.

Отнесение описанного экземпляра землеройки к этому виду обусловлено следующим: 1) наличием короткого хвоста, покрытого торчащими в боку волосами (хвост типа Crocidura); 2) краниологическими особенностями, именно: сильной уплощенностью черепа; укороченностью его в носовом отделе; строением шва между ossa occipitale и frontalia, который по С. И. Огневу (l. c., 1913), вдается значительно более вперед, чем у всех других Sorex, и имеет форму далеко выдающегося угла, тогда как у других землероек данного рода имеет форму прямоугольника; и 3) особенностями структуры зубов, а именно: три первых промежуточных по размерам близки между собой. Вышина их постепенно и слабо убывает от первого к третьему. Четвертый редко меньше третьего; пятый чуть заметен в зубном ряду.

Отличие нашего экземпляра от крошечной бурозубки из Московской и Центрально-Черноземной областей заключается в том, что у первой череп гораздо более сильно уплощен. Так, наибольшая высота черепа по С. И. Огневу (l. c., 1928) у землероек из названных областей колеблется от 3,5 до 4 мм; у нашего экземпляра, как было указано выше, этот размер достигает только 2,9 мм при почти такой же длине черепа. Судя по степени стертости зубов, наш экземпляр принадлежит взрослой, но не старой особи. Как видно из таблицы измерений, приводимой у С. И. Огнева (l. c.), ближе всего наш экземпляр стоит к S. t. tsherskii Ogn. с мыса Олимпиады (побережье южной части Татарского пролива), у которого высота черепа равна 3 мм.

Sorex tsherskii neglectus Ogn.— самый редкий вид фауны млекопитающих Восточной Европы. До настоящего времени было известно только 6 экземпляров этой бурозубки, именно: 5 экземпляров из Московской области и 1 экземпляр из ЦЧО. Исследованный мной экземпляр был добыт 1 марта 1929 г. Л. Г. Каплановым (1930) в районе озера Сонка Осташковского района. Этот крошечный зверек был пойман на моховом болоте в то время, когда он бегал по поверхности снега. День был морозный, хотя светило солнце, температура была ниже 20°.

10. Neomys fodiens leptodactylus Satun. (1914) (длиннолапая водяная кутора или водоплавка)

(Исследовано 136 экземпляров)

Как известно, N. f. leptodactylus. Satun. несколько крупнее западной N. f. fodiens Scrheb., что хорошо также подтверждается моими материалами. Наибольшая длина черепа равна 21,8 –23,4 мм (M = 22,8). Длина задней ступни достигает 18,2 — 22 мм (M = 19,3) Киль на хвосте развит хорошо, однако встречаются отдельные особи, у которых он как бы редуцирован. Окраска обнаруживает некоторое разнообразие. В основном ее можно свести к двум типам: 1) верхняя сторона насыщенно угольночерная, блестящая, мех бархатистый; 2) верхняя сторона угольночерная с землистобуроватым оттенком, несколько тусклая. Окраска нижних частей зверька варьирует от грязнобелой до пепельносерой. Многие особи обладают желтоватым налетом на брюхе, а иногда ржавым налетом в области горла и груди. Встречаются куторы с черными пятнами на животе.

Полового диморфизма как в структуре и размерах черепа, так и в окраске по моим материалам обнаружить не удалось.

Изучение бывшего в моем распоряжении материала по Neomys fodiens Schreb. показало, что в обследованной местности встреча-

ются две формы этого вида: N. f. leptodactylus Satun. и N. f. fodiens Schreb., отличающиеся между собой, как указывает С. И. Огнев (l. c., 1928), только размерами. По данным этого же автора N. f. fodiens Schreb. отмечена для бывших губерний: Минской, Ленинградской, Тверской и Олонецкой. Исследование моего материала показало, что N. f. fodiens наряду с N. f. leptodactylus, а также переходными особями между ними встречаются только в северо-западном углу Калининской области (Пеновский и Осташковский районы). Восточнее и далее в б. Ржевском уезде обитает уже только N. f. leptodactylus Sat. По С. И. Огневу (l. c.) последняя форма населяет также бывшие губернии: Московскую, Смоленскую, Рязанскую, Харьковскую, Воронежскую, Оренбургскую, Симбирскую, Пермскую, Вятскую и Архангельскую и Закавказье. На этом основании мне представляется вероятным, что в исследованном районе проходит граница, разделяющая ареал этих подвидов.

Что же касается отношений описываемого подвида к другим формам, то этот вопрос хорошо разобран С. И. Огневым (l. c.) в его капитальной монографии, а потому я его касаться не буду.

11. Neomys fodiens fodiens Schreber (1777) (западная кутора, водоплавка)

По размерам, как было указано выше при описании предыдущего подвида, N. f. fodiens мельче N. f. leptodactylus. Наибольшая длина черепа достигает 20,3—21,8 мм ($M = 21,1$). Длина задней ступни 16—18,8 мм ($M = 17,5$). По окраске неотличима от длиннолапой куторы.

Как уже указано, эта водоплавка встречается в Пеновском и Осташковском районах наряду с N. f. leptodactylus.

Биологически водяная кутора приурочена к низменным местам. Она особенно любит поймы и топкие болота лесных речек, окрайки торфяных болот, заросшие кустарником и сырые лесные канавы. Сухих возвышенных мест кутора избегает. Я нередко ловил водоплавку вместе, в одних и тех же норах с землеройками (Sorex araneus). Зверек этот, как замечено многими авторами, отличается хищническими наклонностями. Один любознательный охотник рассказывал мне случай нападения куторы на лягушку, аналогичный тому, который описан С. И. Огневым (1913). Беременные куторы мне попадались во второй половине мая. Количество эмбрионов доходит до десяти.

II. ОТРЯД CHIROPETRA

12. Myotis dasycneme dasycneme Boie (1825) (западная прудовая ночница)

(Исследовано 103 экземпляра)

Прудовая ночница, населяющая наш край, принадлежит к типичной западной форме—M. d. dasycneme Boie. Отнесение ее к этому подвиду обусловлено размерами черепа, который несколько меньше, чем у восточной формы M. d. major Ogn. Из 103 исследованных черепов моей коллекции только один череп имел кондило-базальную длину, на 2 мм превышающую максимальные размеры, указанные для M. d. dasycneme Boie. За исключением этого черепа размеры наших экземпляров таковы: общая длина черепа 16,4—17,8 мм, кондило-базальная длина 15,6—16,9 мм, скуловая ширина 10,5—11,6 мм,

межглазничный промежуток 4,9—5,4 мм, длина верхнего ряда зубов 6,0—6,4 мм. Соответственные размеры M. d. major Ognev, описанной из Хреновского леса Воронежской области, такие: общая длина черепа 17,2—18,1 мм; кондило-базальная длина 16,6—17,3 мм; скуловая ширина 11,4—12 мм; межглазничный промежуток 5,3—5,7 мм; длина верхнего ряда зубов 6,4—6,8 мм.

Что касается длины предплечья, то, как показывают мои измерения, она сильно вариирует (от 42,09 до 47,4 мм), а потому для данного вида не может иметь систематического значения.

По окраске наша прудовая ночница в зависимости от возраста значительно вариирует от довольно светлобуроватой с оливковым оттенком общего тона спины у старых до светлочерного с оливково-палевым налетом у более молодых особей. Вся спинная часть тела половозрелых особей обладает хорошо выраженным шелковистым блеском. Брюшная сторона белесая со слабым палевым оттенком.

Прудовая ночница принадлежит к довольно обыкновенному виду фауны летучих мышей в районе озера Селигер. По С. И. Огневу (1928) „наши сведения о распространении этого интересного вида в Восточной Европе пока еще очень отрывочны; не выяснено даже, попадается ли здесь только типичная форма или только более крупная, восточная". Поэтому нахождение на оз. Селигер M. d. dasycneme Boie представляет зоогеографический интерес. Повидимому здесь проходит восточная граница распространения типичной формы прудовой ночницы.

Колонии этой летучей мыши, состоящие из нескольких сотен особей, я наблюдал в зданиях бывшего монастыря Ниловой Пустыни, расположенного на одном из островов озера Селигер. Эти колонии находились под железной обшивкой карниза церковной арки, на чердаке, в щелях обшивки купола церкви и под тесовой обшивкой крыши сараев и лабазов. По моим наблюдениям в июне прудовая ночница вылетает из своего убежища поздно, с наступлением глубоких сумерек. Вылетают не сразу все особи колонии, а по одиночке и небольшими группами, по 2—5 штук. Особенно интенсивный вылет происходит после 10 и длится до 12 часов. Потревоженная в своем убежище колония прудовой ночницы уже не возвращается на старое место. В первой половине июня я находил сообщества прудовой ночницы, состоящие только из одних самок. В половине августа в колониях самок были и молодые самцы. Все без исключения самки, добытые в июне, были беременными по одному зародышу и только в двух-трех случаях было по два зародыша. На всех летучих мышах я обнаружил большое количество клещей.

13. Myotis mystacinus subsp. (усатая ночница)

(Исследовано 6 экземпляров)

К какому подвиду принадлежат исследованные мной усатые ночницы, определить затрудняюсь, так как в моем распоряжении были только одни шкурки этой летучей мыши без черепов. Размеры предплечья равны 34,5—37 мм, что приближает их к M. m. brandti Eversm.

Исследованные экземпляры были добыты в окрестностях г. Ржева, озера Селигер и озера Пено. Этот вид всюду довольно обыкновенен. День ночницы проводят под корой засохших деревьев или прячутся в штабелях дров.

14. Myotis daubentoni. subsp. (ночница Добантона)

(Исследовано 5 экземпляров)

Эту летучую мышь нашли в районе озера Селигер В. В. Капланов и Л. Г. Раевский (1929). В коллекциях Московского областного краеведческого музея я осмотрел несколько шкурок этой мыши. За отсутствием черепов определить точное ее таксономическое положение не оказалось возможным.

15. Pipistrellus pipistrellus pipistrellus Schreb. (1775) (нетопырь малоголовый)

(Исследовано 4 экземпляра)

Размеры черепа P. p. pipistrellus Schreb., как видно из приведенных ниже данных, вполне укладываются в пределы диагноза для этой формы. По окраске наш малоголовый нетопырь не отличается от P. nathusii Keys. et Blas. Общий тон спины коричнево-бурый с каштановым оттенком. Брюшная сторона бледнее, с палевым оттенком. Размеры исследованных экземпляров таковы: длина тела с головой 38,5—46 мм; хвоста — 28—32 мм; задней ступни —6,2—7,5 мм; уха—10—11,9 мм; предплечья—29,5—32 мм; общая длина черепа — 29,5—32 мм; кондило-базальная длина —11,6 — 11,7 мм; скуловая ширина — 7,3 — 7,6 мм; межглазничный промежуток—3,5 — 3,8 мм; длина верхнего ряда зубов — 3,9 — 4 мм.

Исследованные экземпляры были добыты в районе озера Селигер. Это самый северный пункт нахождения P. p. pipistrellus в настоящее время[1]. Во второй половине июня и первой половине июля самки этой летучей мыши были беременны двумя зародышами каждая.

16. Pipistrellus nathusii Keys et Blas. (1839) (нетопырь Натузиуса)

(Исследовано 63 экземпляра)

Исследование большой серии этой летучей мыши показало, что мои материалы в систематическом отношении ничего интересного не представляют. Размеры черепа таковы: общая длина 12,8—14 мм; кондило-базальная длина 11,9—14 мм; ширина черепа 6,7—7,4 мм; межглазничного промежутка 3,8—4,2 мм; вышина черепа 5,4—6,2 мм; длина верхнего зубного ряда 4,2—4,8 мм.

Окраска взрослых летучих мышей данного вида строго однотипна. Общий тон спинной стороны коричневато-бурый, со слабым рыжеватым оттенком. Брюшная сторона серо охристо-палевой окраски.

Нетопырь Натузиуса—одна из наиболее обыкновенных летучих мышей в исследованном районе. В первой половине июня была найдена колония P. nathusii, состоящая из 66 особей, в дупле полузасохшей осины на высоте около 10 м, на берегу р. Жукопы в старом смешанном лесу. Вся колония состояла из одних только самок, которые все оказались беременными; они имели по два зародыша и только в 3—5 случаях было по одному эмбриону.

Паразитов на этой мыши обнаружено не было.

---

[1] Южнее известны следующие места находок P. p. pipistrellus Schreb.: б. Ельнинский у. Смоленской губ., бывшие Орловская, Рязанская и Воронежская губ. Как далеко идет граница на северо-восток, неизвестно.

17. Nyctalus noctula noctula Schreb. (1775) (вечерница рыжая)

(Исследовано 42 экземпляра)

Исследованные мной рыжие вечерницы без сомнения принадлежат к более мелкой западной форме, что хорошо видно из размеров. Кондило-базальная длина черепа равна 17,5—19,3 мм (*M* = 18,4); скуловая ширина 12,2—13,4 мм (*M* = 13,0); межглазничный промежуток 5—5,4 (*M* = 5,1); длина верхнего зубного ряда 7—7,6 мм (*M* = 7,2); предплечье 51,5—55,7 мм (*M* = 53,2). Соответственные размеры восточной формы Nyctalus noctula princeps Ognev таковы: кондило-базальная длина черепа 19,1 — 20,1 мм (*M* = 19,4); скуловая ширина 13 — 14,5 мм (*M* = 13,8); межглазничный промежуток 5,3 — 6,7 мм (*M* = 5,65); длина верхнего ряда зубов 7,4 — 8,3 мм (*M* = 7,7); предплечье 52 — 58 мм (*M* = 55,2). По окраске я не нашел различий между этими подвидами. Отнесение этих мышей Каплановым и Раевским (l. c.) к N. n. princeps Ognev безусловно ошибочно.

N. n. noctula Schreb. — самый обыкновенный вид из наших летучих мышей. Для своего убежища она выбирает предпочтительно дупла, выдолбленные дятлом в осине для своего гнезда.

18. Amblyotus nilssoni nilssoni Keys. et Blas. (1839) (кожанок северный)

(Исследовано 3 экземпляра)

Размеры черепа исследованных северных кожанков вполне укладываются в рамки диагноза, приведенного Миллером (Miller, 1912) для западной формы этого вида. Общая длина черепа 15,1—15,2 мм; кондило-базальная длина 14,7—15,2 мм; скуловая ширина 9—9,7 мм; межглазничный промежуток 4—4,4 мм; длина верхнего ряда зубов 5,2—5,4 мм; длина предплечья 38,4—38,9 мм. По данным С. И. Огнева (1928) у Amblyotus nilssoni subsp., населяющих Восточную Европу и Западную Сибирь, предплечье равно 40—41,3 мм. Окончательно решить вопрос о таксономическом положении A. nilssoni Восточной Европы (за исключением северо-западного угла этой территории) можно будет тогда, когда для этого будет накоплен достаточный материал.

Исследованные мыши были добыты в районе озера Селигер. Из трех добытых в начале июля самок две оказались беременными одним эмбрионом.

19. Vespertilio murinus murinus L. (1758) (двуцветная летучая мышь, или кожан)

(Исследовано 3 экземпляра)

Исследованные мной экземпляры двуцветного кожана из района озера Селигер ничем существенным не отличаются от московских представителей этого вида.

Повидимому двуцветный кожан не является редким видом среди летучих мышей рассматриваемой области. В том же районе его находил и Бианки (1917).

20. Plecotus auritus auritus L. (1758) (ушан обыкновенный)

(Исследовано 5 экземпляров)

По окраске, размерам и другим пластическим признакам экземпляры нашей коллекции этого вида принадлежат к типичной форме.

Ушан нередок в нашем крае.

ЛИТЕРАТУРА

1. Allen, Proceed. of the New England, Zool. Club, v. 1914.—2. Граве Г. Л, Охотничьи промыслы в Западной области, Смоленск, 1933.—3. Dukelsky N. M., Zur Kenntnis der Säugetierfauna Westsibiriens, Zoologische Anzeiger, Bd. 88, H. 1/4, 1930.—4. Jackson H. T., North American Fauna. A taxonomie Review of the American hond-failed Shrews, (Ceneza Sorex and Microsorex). Washington., 1928.—5. Капланов Л. Г. Отчет о поездке в б. Осташковский уезд Тверской губернии зимой 1929 г. для зоологических сборов и наблюдений, Матер. общ. изуч. Тверского края, в. 7, Тверь, 1930.—6. Miller G. S., Catalogue of he Mammals of Western Europe, London, 1912.—7. Наумов Н. П, Млекопитающие Тунгусского округа, Тр. полярн. комиссии, в. 17, изд. Академии наук СССР, Л., 1934.—8. Огнев С. И., Fauna Mosquensis, Опыт описание фауны Московской губернии, ч. I, Млекопитающие, М., 1913.—9. Огнев С. И., Звери Восточной Европы и Северной Азии т. I Гиз, 1928.—10. Огнев С. И., Материалы по систематике палеарктических землероек, Бюллетень Научно-исследовательского института зоологии Московского государственного университета, Медгиз, 1933.—11. Огнев С. И. и Воробьев К. А., Фауна позвоночных Воронежской губернии, М., 1924.—12. Pallas P., Novae species quadrupedum e Glirium ordine, 1778.—13. Rajewski W. W. und Karlanoff L. G., Übersicht der Säugetiere der oberen Volga, Zoologischer Anzeig, Bd. 84, H. 5/6, 1929.— 14. Сатунин К. А., Новые млекопитающие из Закавказья, Изв. Кавказского музея, VIII, в. 1—2, 1914.—15. Сатунин К. А., Млекопитающие Кавказского края, 1915.—16. Сушкин П. П., Зоологические области средней Сибири и ближайших частей нагорной Азии и опыт истории современной фауны Палеарктической Азии, Бюлл. Моск. о-ва испытателей природы, XXXIV, 1925.—17. Строганов С. У., Заметки по фауне промысловых млекопитающих северо-восточной части Западной области, Ученые записки Московского государственного университета, в. I, 1934.—18. Туров С. С., О фауне позвоночных животных северо-восточного побережья озера Байкала, Докл. Росс. академии наук, 1924.—19. Штегман Б. К., О происхождении орнитофауны тайги, Докл. Академии наук СССР, № 13, 1931.

DIE SÄUGETIERFAUNA DER WALDAI-HOCHEBENE[1]

von S. U. Stroganov

Zoologisches Institut der Staats-Universität, Moskau

Zusammenfassung

1. Talpa europaea europaea L. Der Maulwurf ist die am meisten verbreitete Art.

2. Desmana moschata L. Am Flusse Malaja Koscha erbeutet, in der Nähe seiner Mündung in die Wolga. Dieser Fund erweitert bedeutend das Areal der Verbreitung der Bisamspitzmaus in westlicher Richtung.

3. Erinaceus europaeus centralrossicus. Ogn. und

4. Sorex araneus araneus L. sind gewöhnlich.

5. Sorex tundrensis europaeus subsp. nov.

Die palaearktische von Allen Glover im Jahre 1914 aus Nishne-Kolymsk beschriebene Spitzmaus Sorex ultimus ist mit der nordamerikanischen Sorex tundrensis Merriam, die im Jahre 1900 aus Alaska beschrieben war, identisch Also musste Sorex ultimus den Namen Sorex tundrensis tragen, da erstere später beschrieben wurde.

[1] Fortsettzung. Sieh Zoologitscheskij Journal, Bd. XIII H. 4, 1934.

Typus: № 22867, 21.1. 1931, A. Wassiljw leg. Ufer von Tschun-See, Halbinsel Kola, Imandra (im Zool. Mus. der Akad. d. Wissenschaften der UdSSR).

Ausser dem Tupus 8 Kotvpen

Diagnose: Steht der Struktur des Schädels nach S. t. middendorfii Ogn. nahe, unterscheidet sich von derselben aber durch mehr abgeplatteten Gehirnka`selteil des Schädels

Dimensionen: Allgemeine Schädellänge 18,4—18,8 mm, Condylobasallänge 18,2—18.6 mm, Schädelbreite 9,3—9,4 mm, Höhe 4,6—5,4 mm, Breite zwischen foramina anteorbitalia 2,3—2,4 mm. Länge der oberen Zahnreihe 8,3—8,6 mm.

Färbung des Winterfelles ist zweifarbig Der dunkel braunschwarze Rücken geht schroff in die hellgraue Färbung der Seiten und des Bauches über. Das Sommerfell trägt eine etwas hellere Färbung und weist an den Seiten eine schwache gelbliche Nüance auf.

Systematische Notizen. Von S. t. petshorae Ogn. unterscheidet sich unsere Unterart durch grössere Dimensionen (Condvlobasale Schädellänge von S. t. petshorae 17,2—18,2 mm, Schädelbreite 8 6—9,1 mm, Länge der oberen Zahnreihe 7,8—8,0 mm) und durch dunklere Färbung des Rückens.

S. t europaeus subsp. nov. steht S. t. middendorfii Ogn. an nächsten, unterscheidet sich von derselben durch mehr abgeplatteten Schädel (Schädelhöhe bei S. t. middendorfii 5,0—6,2 mm).

Verbreitung. Beschriebene Unterart bewohnt die Kola Halbinsel und den Archangelsker Norden. Zwei Exemplare habe ich im Gebiet des Sees Seliger erbeutet und in der Umgegend der Stadt Waldai.

6. Sorex isodon ruthenus subsp. nov.

Typus: № 117, ♀, 1.VI.1933 S. U. Stroganow leg. Umgegend des Sees Seliger. Gebiet von Kalinin (Twer). Ausser dem Typus 7 Kotypen.

Diagnose. Steht nach dem Typus des Schädels Sorex araneus L. nahe, weist aber in der Struktur desselben einige wesentliche Unterschiede auf. Die Gehirnkapsel ist breit, massiv und eckig. Das Rostrum hat eine grobe Struktur mit einem breiteren interorbitalen Zwischenraum, als bei S. araneus L. Der Unterkiefer ist massiv mit breitem und dickem processus angularis. Die ersten vier Praemolaren sind entweder einander gleich, oder nehmen vom ersten zum fünften hin sehr schwach an Grösse ab, wobei der letztere ziemlich gut entwickelt ist.

Die Dimensionen sind erheblich: Körperlänge mit Kopf 67,4—84,4 mm (M. 77,4; Schwanz 43,4—48,5 mm (46,7); Hinterfuss 12,7—15,0 mm (M. 13,7). Allgemeine Schädellänge 19,0—19,8 mm (M. 19,3); Condylobasale Länge 18,8—19,3 mm (M. 19,0); Schädelbreite 9,5—10,0 mm (M. 9,7); dessen Höhe 5,8—6,3 mm (M. 6,2); Breite zwischen foramina anteorbitalia 2,4—2,8 mm (M. 2,6); interorbitale Breite 4,0—4,3 mm (M. 4,2); Länge der oberen Zahnreihe 7,6—9,0 mm (M. 8,2).

Die Färbung ist fast einfarbig. Die neue Unterart unterscheidet sich gut von S. i. isodon Turov durch folgende Merkmale:

1. Durch einen mehr keilförmigen, kurzen und in seinem Nasenteil breiteren Schädel. Allegemeine Schädellänge bei Sorex isodon ruthenus subsp. nov. beträgt 19,0—19,8 mm, bei Sorex isodon isodon Turov, aber 19,8—20,7 mm. Interorbitalbreite bei ersterer 4,0—4,3 mm, bei der letzteren dagegen nur 3,9—4,1 mm.

2. Die Färbung von Sorex isodon ruthenus subsp. nov. ist dunkler, eine gesättigt schwarz-braune, Sorex isodon isodon Turov hat einen helleren dunkel braunschwarzen Farbenton.

Sorex isodon isodon Turov lebt in der Taiga bei Bargusin, im Gebiet von Semipalatinsk und im Turuchansk Gebiet. *Sorex isodon ruthenus* subsp. nov. ist im nördlichen Gebiet (in der Nähe von Archangelsk) gefunden worden und ebenso in der Umgegend der Stadt Waldai, des Sees Seliger und der Stadt Rshew.

7. *Sorex macropygmaeus pleskei* Ogn.
8. *Sorex minutus minutus* L. und
9. *Sorex tsherskii neglectus* Ogn. sind seltene Arten.
10. *Neomys fodiens leptodactylus* Satun.
11. *Neomys fodiens fodiens* Schreb. Durch die erforschte Gegend läuft die die Areale dieser Unterarten in ein westliches und östliches Areal scheidende Grenze.
12. *Myotis dasycneme dasycneme* Boie.
13. *Myotis mystacinus* subsp.
14. *Muotis daubentoni* subsp. sind gewöhnlich.
15. *Pipistrellus pipistrellus pipistrellus* Schreb.— nördliche Grenze dieser Art geht am See Seliger.
16. *Pipistrellus nathusii* Keys. et Blas und
17. *Nyctalus noctul. noctula* Schreb. sind gewöhnlich.
18. *Ambliotus nilssoni nilssoni* Keys. et Blas.—drei in der Nähe des Sees Seliger erbeutete Exemplare sind studiert worden.
19. *Piecotus auritus auritus* L. sind in der erforschten Gegend nicht selten.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XV 1936 г. ВЫП. 1

ТЕМПЫ ПЕРЕВАРИВАНИЯ У МОРСКИХ РЫБ

ЧАСТЬ I

А. Ф. Карпевич и Е. Н. Бокова

Из Всесоюзного научно-исследовательского института рыбы и океанографии и отделения сравнительной физиологии Биологического института им. Тимирязева

ВВЕДЕНИЕ

Лаборатория ВНИРО (б. ГОИН) по питанию промысловых рыб Баренцова моря провела большую работу по качественному и количественному анализам желудков рыб.

Параллельно с этим группа занималась изучением биомассы и продуктивности бентоса Баренцова моря с целью увязать питание рыб с кормовой базой.

Но статистический метод, давший хорошие результы при обработке количественного анализа содержимого желудков и бентоса, теряет свое значение при определении действительной кормовой ценности того или иного района и объекта питания, так как не дает возможности установить необходимое количество корма в единицу времени для данной рыбы.

Вот почему лаборатория ВНИРО по питанию рыб стала перед необходимостью экспериментальных работ и по инициативе И. И Месяцева поставила работы по физиологии пищеварения и в частности по теме „скорость переваривания у морских рыб“.

Настоящая работа является первой попыткой в условиях эксперимента определить скорость переваривания у морских рыб. Наша задача усложнялась тем, что данные физиологии нужно было получить такие, которые можно было бы использовать в области промысловых задач.

Четкие требования, поставленные перед нами, заставили нас критически подойти к методам классической физиологии пищеварения. Используя все ценнейшие достижения в области физиологии, мы не хотели чисто физиологические проблемы делать самодовлеющими в наших экспериментах. Без разработки ряда физиологических проблем, как изучение ферментов, механизма сокоотделения, моторики, всасывания, усвоения и т. д., мы не обойдемся, и некоторые вопросы нами уже затронуты, но эти проблемы должны быть поставлены не отдельно, а в связи с выяснением общего характера процессов пищеварения.

Используя материалы группы питания по питанию промысловых рыб, мы поставили своей задачей проводить эксперименты как можно ближе к биологии данного объекта с учетом экологических факто-

ров. Конечно для выяснения различных вопросов необходим ряд ограничений, иначе это не будет эксперимент; но подходя к разрешению поставленной физиологической проблемы, мы должны были ее разрешать не только как физиологическую, но и как биологическую. Поэтому мы должны были учесть влияние общего биологического состояния организма (пол, половозрелость, возраст) на процессы пищеварения, а также в связи с различным характером питания проанализировать различие в морфологической структуре кишечного тракта и характера пищеварения. Учитывая все вышесказанное, при выборе подопытного объекта мы принимали во внимание его промысловое значение и технические возможности при постановке опытов.

Удачно поставленный и разрешенный биофизиологический эксперимент может быть использован при даче промысловых прогнозов, например, по вскрытию желудков трески и других рыб, набитых пищей; по морфологическому разрушению последней, соответствующему определенному сроку заглатывания ее, можно примерно определить район обитания пищевого объекта [сельдь, мойва, Рода (Rhoda) и др.], принимая во внимание их миграционные пути и быстроту передвижения.

Экспериментальные работы, проводившиеся на Мурманской биологической станции ГОИН в течение 4 месяцев (с 1.VI по 6.X.1933 г.) не могли дать окончательных ответов на поставленные задачи, но если постановка экспериментов действительно проводилась в разрезе биологических установок и первые шаги направлены по правильному пути, то мы достигли своей цели.

Наблюдения за гидрологическим режимом, эксперименты и обработка материала по камбале проведены Е. Н. Боковой.

Определение pH, эксперименты и обработка материала по хищникам (треске, сайде, бычкам) проведены А. Ф. Карпевич.

Задача исследования

В нашу задачу входило определение скорости переваривания у различных морских рыб. Эта обширная тема ставила целый ряд вопросов, без изучения которых невозможно разрешение ее.

Например сюда относятся следующие вопросы:

1) морфология кишечного тракта исследуемых объектов,

2) определение и изучение распределения ферментов (главным образом протеолитических) в кишечнике данных рыб,

3) активность среды действия протеолитических ферментов,

4) характер пищеварения при различных объектах питания,

5) морфологическое разрушение пищевого объекта, связанное с временем,

6) факторы, влияющие на скорость переваривания,

7) срок окончательной эвакуации кишечника.

Изучение всех выдвинутых вопросов может иметь кроме теоретического интереса, также практическое значение только при одном условии: данные должны быть получены по возможности на промысловых объектах и как можно ближе к естественным условиям обитания.

Поэтому нам было необходимо выбрать объект, имеющий 1) наибольшее промысловое значение, 2) обитающий в массовом количестве в районе стации, 3) хорошо живущий в аквариальных условиях и 4) пищевой материал для которого доставать не представляло бы труда. Совместить все перечисленные требования на одном объекте оказалось невозможно.

Во все время работ основной объект исследования — тресковые — не выходили из поля нашего внимания, но они, особенно треска, плохо выживают в аквариальных условиях: быстро слепнут и не принимают пищи. Это принудило нас взять очень близкую к треске в систематическом отношении и менее привередливую сайду (Gadus virens). Для изучения же деталей пищеварительных процессов — бычка (Cottus scorpius), который прекрасно выживает в аквариуме и имеется в громадном количестве около Мурманской станции. Названные рыбы имеют приблизительно одинаковое строение кишечника и в половозрелом состоянии предпочитают рыбу.

Для сравнения с ними была взята речная камбала (Pleuronectes flesus), имеющая промысловое значение и в большом количестве обитающая в районе станции, а также обладающая иным строением кишечного тракта, а в связи с этим и иным характером пищеварения.

Современное состояние вопроса

Работ, затрагивающих вопрос скорости перезаривания у рыб, чрезвычайно мало и почти все они посвящены пресноводным, главным образом карповым.

Недавно вышедшая работа Г. С. Карзинкина освещает вопрос скорости прохождения пищи через кишечник карповых при питании естественными кормами. В этой работе подробно собрана литература по пищеварению у рыб. Нам остается коснуться только работы Шольца (Scholz, 2), в которой автор разрабатывает вопрос о коефициенте пищи (Nahrung-koeffizient) и попутно касается вопроса скорости переваривания у щуки, что представляет для нас большой интерес. В литературе существовал неверный взгляд на скорость переваривания у щук рыбной пищи. Сроки чрезвычайно преуменьшены [Гюбнер (Hübner, 3), Вальтер (Walter, 4), Смолиан (Smolian, 5)], и самый длительный срок, указанный Гюбнером, равен двум суткам, и за этот срок по его мнению щука может переварить добычу, равную весу своего тела.

Опыты Шольца расходятся с литературными данными и показывают, что при значительных наполнениях (24%) при температуре 16,5° через $6^1/_2$ суток щука переваривает около 66% первоначального веса добычи. К сожалению его немногочисленные опыты не позволяют сделать напрашивающихся выводов о различии в скоростях переваривания от возрастных категорий подопытного объекта и величины пищевого комка. К тому же опыты ставились при различной температуре от 16,5 до 9,5°, что несомненно сказывалось на скорости переваривания. Во всяком случае опыты Шольца показывают, что двухчасовое переваривание (Смолиан, 5) или двухсуточное (Гюбнер, 3) при значительных наполнениях невозможно. На интересных опытах по Nahrung-коефициенту в данной работе, мы не останавливаемся.

В работе Нихольса, 6 ставится интересная проблема ускорения переваривания от повышения температуры. При этом автор приходит к выводам, что с повышением температуры увеличивается секреторная деятельность, увеличивается моторика и повышается активность фермента, почему и происходит ускорение в переваривании пищи.

Что касается литературных данных о скорости переваривания у морских рыб, то кроме указаний ван Слайка (van Slyk, 7), о переваривании сырого мяса у акул в течение 3 дней работ по этому вопросу нет.

Обстоятельные работы Фонка (Vonk, 8), касающиеся вопросов ферментологии, дают обзор литературы по этому вопросу. Фонк изучает

свойства ферментов рыб и других животных с целью установить специфичность ферментов в типе позвоночных.

Мы получали у наших объектов настойки из слизистой оболочки желудка и кишечника, для того чтобы установить присутствие протеолитических ферментов и их локализацию в кишечном тракте.

У всех вышеупомянутых исследуемых объектов в желудке имеется пепсиноподобный фермент, чрезвычайно активный в кислой среде; в кишечнике имеется трипсиноподобный фермент, активный в щелочной среде. Ферментативные исследования велись в лаборатории проф. Х. С. Коштоянца при Институте им. Тимирязева. Материалы по трипсину опубликованы в статье Коштоянца и Коржуева (9); по пепсину работа ведется А. Ф. Карпевич.

Методика

Объектом настоящих исследований были бычок, треска, сайда как представители хищников (предпочитающих рыбное питание) и камбала как представитель „мирно питающихся“ (бентосоядная). Но употребляя это деление, мы понимаем под термином хищники—рыб, основная пища которых состоит в половозрелом состоянии из различных рыбных объектов, а под мирно питающимися такие породы рыб, основная пища у которых состоит из беспозвоночных.

Материал доставлялся главным образом рюжей с литоральной и сублиторальной зоны у станции и частично (треска, сайда) запорным неводом из тех же зон.

Две большие трески (53—55 см) были пойманы на поддев у острова Седловатого.

Пищей для хищников служили живые сеголетки и пертуи трески, сайды (иногда сельди), с одной стороны, и с другой—гаммарусы (Gammarus locusta). Для камбалы гаммарусы (Gammarus locusta) и моллюски (Mytilus edulis, Tellina baltica).

Пертуи трески добывались с отлива при помощи мелкоячеистого невода и удочкой в Екатерининской гавани; гаммарусы и моллюски собирались на литорали у станции.

Методика самого опыта была следующая: рыба выдерживалась перед опытом в аквариуме без пищи до полной эвакуации кишечного тракта. Для хищников этот срок равен 5—7 дням; для камбалы 2—3 дням. Эти сроки взяты из примерной длительности переваривания: для хищников, исходя из работы Шольца и некоторых собственных наблюдений, а в дальнейшем по реакции желудочного содержимого (бычка). При определении этого же срока для камбал был применен следующий метод: половина улова комбал из рюжи (15--20 экземпляров) сейчас же вскрывалась и устанавливалась качественная и количественная картина содержимого кишечного тракта. Весь кишечный тракт был заполнен массой моллюсков вместе с грунтом, полихетами и гаммарусами. Вторая половина этого улова отсаживалась в аквариум, где к концу первых суток на дне его наблюдалось немного экскрементов моллюсков; к концу же вторых суток все дно было сплошь усеяно экскрементами в виде осколков раковин. Массовые же вскрытия камбал, сидящих в аквариуме, показали, что их кишечный тракт пуст. Это дало право предполагать, что полная эвакуация кишечного тракта камбал происходит примерно через 2—3 дня. Для работ были использованы цементный аквариум (приблизительно 30—40 ведер) и стеклянные банки (20—30 л).

Для хранения материала кроме того использовался большой аквариум (200—250 ведер). Все эти аквариумы имели постоянный про-

ток, с полной сменой воды за час; в одном из них ежедневно брались пробы на температуру, $S^0/_{00}$, O_2.

После голодания рыба отсаживалась в стеклянную банку соответствующих размеров и выдерживалась здесь некоторое время для освоения с новым помещением; в противном случае она просто отказывалась принимать корм. После того как рыба привыкла к новому помещению, ей давалась пища с избытком и возможностью выбора с точным учетом количества, веса, размера. Пертуи трески измерялись и взвешивались в цилиндре с водой—способ, применяемый Шольцем в его опытах; гаммарусы и моллюски взвешивались в часовом стекле, подсушенные на фильтровальной бумаге. У гаммарусов и моллюсков измеряли длину. Врémя, которое давалось рыбам для поглощения пищи, не бралось механически, а учитывалось общее состояние объекта, его отношение к данному виду пищи. Например гаммарусы поедались хищниками и камбалой сейчас же, как только их подпускали к подопытным рыбам, а поэтому для лучшего сравнения опытов время жора для гаммарусного питания в большинстве случаев равнялось 15—30 минутам.

Моллюски же поедались камбалой крайне неохотно и пища в этом случае находилась в аквариуме очень долго (5—8 часов), и лишь в последние часы камбала принимала ее. Наблюдений над латентным периодом не велось.

После жора оставшаяся пища вынималась и так же, как перед дачей корма, подсчитывалась, взвешивалась и измерялась. Вес и количество оставшейся пищи вычитались из ранее известного веса и количества даваемого корма и таким образом устанавливалось количество и вес поглощенной пищи. Время дачи пищи, изъятия остатков ее строго протоколировались для определения времени жора.

После этого рыба выдерживалась в том же аквариуме определенное время, необходимое для опыта, и наконец вскрывалась.

Перед вскрытием брался ее вес, длина, при вскрытии определялся пол, брались пробы на pH различных разделов кишечного тракта, и также учитывалось топографическое распределение пищи.

Пища, находящаяся в кишечном тракте, взвешивалась, будучи подсушена на фильтровальной бумаге, и протоколировалось морфологическое состояние ее. Пища фиксировалась 4% формалином для того, чтобы впоследствии сделать снимки для составления шкалы морфологических изменений ее.

В тех случаях, когда рыба отказывалась принимать пищу, в опытах с бычком и треской при питании живыми пертуями трески и сельдью применялся метод искусственного кормления, когда в глотку рыбы засовывалась рыбешка головой вперед. При сравнении этих опытов с опытами при естественном заглатывании пищи разницы в скорости переваривания не обнаружено.

Обработка материалов

Для каждого опыта имеется карточка, с одной стороны которой записывалось все, что касается подопытной рыбы и статистическая обработка опыта, с другой велась запись самого опыта.

Для того чтобы иметь критерий суждения о том, как много взяла пищи подопытная рыба, в работе введено понятие процентного наполнения или иначе отношение веса пищи к весу тела самой рыбы в процентах.

Недостатком этого понятия является то, что, во-первых, величина кишечного тракта у различных пород рыб различна, во-вторых, раз-

лично построение самого тела и, в-третьих, различна упитанность рыб в пределах одного вида. Например у бычка объем желудка по отношению к весу тела несомненно больше, чем такие же соотношения у трески; максимальный процент наполнения поэтому для этих рыб различен.

Таким образом получается материал, сравнимый только внутри одного вида. Несмотря на этот недостаток все же понятие процентного наполнения фигурирует в этой работе потому, что оно принято в группе питания ВНИРО, с данными которой нам необходимо увязать настоящее исследование, а также потому, что других лучших определений мы пока не имеем.

Факторы, могущие влиять на пищеварение

1. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ

Условия среды, в которой живет рыба, несомненно могут сдвигать биологические, а также и некоторые физиологические процессы в организме, а поэтому, чтобы не получить разницы в условиях аквариума и моря, ток воды в аквариуме был непрерывный.

Ежедневно велись наблюдения над температурой, $S^0/_{00}$ и содержанием O_2 в воде как в аквариуме, так и в гавани, откуда с 8-метровой глубины подавалась вода.

Литературные данные Шейринга (10), Нихольса (6) указывают на увеличение скорости прохождения пищи с повышением интенсивности переваривания при повышении температуры. Специальных опытов мы не ставили, но старались избежать резких температурных колебаний.

В условиях работы на станции температурные колебания за весь опытный период (1.VII—5.X.1933 г.)[1] не превышали 4°. Температурные колебания в период одного опыта не превышали 1,6°. Большинство опытов протекало при температуре, равной 8—10°, и колебания температуры в аквариуме были в пределах одного градуса, что не превышает температурных колебаний в водных массах гавани. Колебания $S^0/_{00}$, значительные весной, сглаживались во вторую половину лета (июль, август), когда $S^0/_{00}$ имеет большую устойчивость.

Колебания $S^0/_{00}$ за весь опытный период равны $6{,}28^0/_{00}$ и за каждый опыт не превышают $1{,}83^0/_{00}$.

В то же время рыбы, обитающие в сублиторальной зоне и питающиеся на отливе, легко переносят опреснение, доходящее у нас в аквариуме с $35^0/_{00}$ до $17^0/_{00}$ (подача воды с 8 метровой глубины).

Треска в 55 см длиной переносила это опреснение легко и на нее больше влияла теснота аквариума (30—40 ведер).

Колебания $S^0/_{00}$ в аквариуме повторяли колебания $S^0/_{00}$ в море.

Определение $S^0/_{00}$ велись ареометрическим методом.

Содержание O_2 в аквариальных банках было около 100%, иногда даже с превышением, в зоологическом показательном аквариуме оно было ниже и равнялось 90—80%.

При нормальной подаче воды ниже 80% O_2 не наблюдалось, и в этих условиях все животные чувствовали себя хорошо. Когда же по техническим причинам ток прекращался, большая загрузка аквариумов животными сказывалась уже через 5—6 часов; в таких случаях содержание O_2 опускалось до 40—45% и животные начинали впадать в анабиотическое состояние. 12 бычков погибли при перебоях в подаче воды при содержании O_2, равном 23%. Бычки были накор-

[1] Материалы гидрологического режима в аквариумах не вошли в работу полностью по техническим соображениям.

млены и содержались двое суток подопытными, третьи сутки они сидели при перманентно понижающемся содержании O_2. Некоторых спасли искусственным дыханием, но подача воды затянулась и через $1^1/_2$ суток бычки погибли. При вскрытии оказалось, что процессы переваривания у них задержаны и не пошли дальше 2-суточного переваривания.

Содержание O_2 определялось способом Винклера и в проценты переводилось по морским таблицам.

Сравнивая гидрологический режим аквариумов с режимом Екатерининской гавани, откуда доставлялся подопытный материал, можно сказать, что колебания температуры и $S^0/_{00}$ в аквариуме не превышают, а часто даже меньше колебаний в гавани.

Как было уже указано, аквариумы имели постоянный проток воды и полная смена ее в небольших стеклянных аквариумах происходила приблизительно через полчаса, в больших же аквариумах через больший промежуток времени.

Размер аквариума влияет на состояние подопытной рыбы. В маленьких тесных аквариумах рыбы чувствуют себя плохо, не принимают пищи, не имея для этого достаточного разбега. Принимая во внимание это обстоятельство, размер подопытных рыб брался соответственно имевшимся аквариальным банкам.

2. БИОЛОГИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ

Общее биологическое состояние рыб, например пол, половозрелость возраст (размер), может оказывать влияние как на прием пищи, так и на процессы пищеварения. Мы не ставили своей задачей выявить эти влияния, но, поскольку могли, подбирали однородный материал в пределах одного вида.

Подопытные бычки и камбала—половозрелые особи после нереста с хорошим жором; возраст бычков не определялся. Треска и сайда не половозрелые и еще далеки до полового созревания, таким образом период нереста в наших опытах не мог оказать влияния. В нашем материале несомненно имеет влияние на скорость переваривания возраст (размер) подопытного объекта в тех случаях, когда в пределах отдельных видов имелись большие вариации в размерах.

Морфология кишечного тракта подопытных рыб

Для того чтобы была понятна разница в характере пищеварения, различных рыб, необходимо указать на морфологическое строение кишечного тракта наших объектов.

А. БЫЧОК (COTTUS SCORPIUS), ТРЕСКА (GADUS CALLARIAS), САЙДА (GADUS VIRENS)

Кишечный тракт бычков, трески и сайды резко разделяется на четыре основных отдела: 1) пищевод, 2) желудок, 3) пилорические отростки, 4) кишечник.

1. Пищевод—очень широкая, короткая трубка, слизистая оболочка которой по характеру складок резко отличается от слизистой оболочки желудка.

2. Желудок—объемистый мешок с ярко выраженной фундальной частью. Пустой желудок имеет толстые мускульные стенки и слизистую оболочку, собранную в крупные складки. Во время же максимального наполнения желудок очень сильно растягивается. Слизистая оболочка расправляется и мышечный слой настолько сильно утоньшается, что силуэты пищи просвечивают через стенку желудка.

3. Пилорическая часть желудка представлена также чрезвычайно ярко и типично.

Ближе к пилорической части мышечная прослойка желудочной стенки утолщается и переходит в мощный сфинктер, отделяющий желудок от кишечника и пилорических отростков.

Слизистая оболочка в пилорической части теряет свой характерный складчатый вид. За пилорическим сфинктером у бычков в верхний расширенный отдел кишки впадают 9 больших слепых отростков. При самом впадении в кишку они объединяются, образуя общий резервуар.

У трески и сайды имеется громадное количество тонких червеобразных отростков, у трески более длинных, чем у сайды. Отростки при впадении в кишечник сливаются друг с другом, а затем образуется такое же расширение, как у бычков.

4. Кишечник—длинная трубка, делающая несколько петель и оканчивающаяся в задней части расширением.

Мышечный слой у бычков выражен слабо, кишечник вялый, с хорошо развитой слизистой оболочкой сетчатого строения. У трески и сайды мышечный слой кишечника более развит, в остальном при поверхностном наблюдении различий нет.

Печень развита очень хорошо, имеет большой желчный пузырь, впадающий отдельным выводным протоком сейчас же за пилорическими придатками.

Б. РЕЧНАЯ КАМБАЛА (PLEURONECTES FLESUS)

Кишечный тракт камбалы по своему морфологическому строению также делится на четыре раздела, но все они не так резко отделяются друг от друга, как у только что описанных объектов.

1. После пищевода — короткой трубки—идет небольшой желудок.

2. Желудок имеет вид сильно расширенной кишечной трубки, с фундальной частью, выраженной менее ярко, чем у предыдущих объектов. Даже при максимальном наполнении желудок занимает по объему сравнительно небольшое место в отношении собственно кишечной трубки.

3. Пилорический сфинктер камбалы слабее, чем у бычков, трески, и свободно пропускает даже совершенно целые организмы заглоченной пищи (ракообразные, моллюски и др.) в кишечник.

За пилорическим сфинктером впадают два маленьких рудиментарного вида пилорических отростка.

4. Кишечник — широкая трубка, по своему диаметру немного уступающая желудку и по длине во много раз превышающая желудок.

Печень развита и имеет желчный пузырь с выводным протоком, впадающим в кишечник между пилорическими придатками.

Гистологических работ по строению кишечного тракта мы не вели, но вообще по морским рыбам имеется кроме литературы, вошедшей в статью В. Бидерманна, вышедшая в 1931 г. работа Блейк (Blake), в которой приведен материал по гистологии кишечного тракта морского окуня.

ОБЪЕКТЫ С РЕЗКО ОБОСОБЛЕННЫМИ ЖЕЛУДКАМИ

I. Пищевой материал—молодь тресковых

Объекты, выбранные для опытов по характеру питания, стоят довольно близко друг к другу. Все они в половозрелом состоянии предпочитают рыбное питание.

Как указано в работе группы питания ГОИН[1], 64% всего пищевого рациона трески составляет рыба; 27% пелагические ракообраз-

[1] Материалы по питанию рыб Баренцова моря. Доклады первой сессии Государственного Океанографического Института, № 4, 1931.

ные, остальные проценты падают на донных ракообразных, бентос и икру.

Из рыбной пищи в желудках часто встречаются молодь трески и пикши, сайка, мойва, сельдь и др.

Пищевого рациона сайды мы не имели, но, судя по характеру строения кишечника, можно предположить большое сходство с питанием трески.

Бычки также предпочитают рыбную пищу.

Из рыбной пищи в наших опытах треска и бычок предпочитали сельдь, что не расходится с данными по питанию трески в естественных условиях. Мы не беремся пока утверждать о существовании избирательной способности, но максимальное наполнение желудков трески в прибрежной полосе (просмотрены неопубликованные материалы по Екатерининской гавани во время подхода сельди), достигающее 12—14% веса тела рыбы, наблюдается при питании сельдью (материалов по питанию мойвой мы не имеем). В аквариальных условиях треску 53 см длиной удалось накормить только сельдью.

Бычку № 1 была дана сельдь в неограниченном количестве и он захватил около 50% своего веса.

Обычно же в естественных условиях у трески максимальный процент наполнения около 8, у бычка около 25% веса тела.

При максимальном наполнении желудок трески, бычков, сайды представляет собой чрезвычайно туго набитый мешок, стенки которого от сильнейшего растяжения становятся прозрачными и через них можно видеть пигментированные части пищи.

Так туго рыба может набивать желудки любым подходящим родом пищи; например ракообразные Rhoda наполняют желудок чрезвычайно сильно, но в весовом отношении процент наполнения меньше, он не превышает 5—6, так как удельный вес тела ракообразных меньше удельного веса рыб.

В наших опытах мы не имели рода и заменили их гаммарусами.

Основным пищевым материалом в опытах, проведенных на треске, бычках и сайде, была молодь трески и сайды.

Подопытный и пищевой материал

При кормлении подопытных объектов необходимо было подобрать не только подходящий род пищи, но и ее размер. Даже прожорливые бычки, которые заглатывают рыбешек таких больших, что хвостовой плавник виден изо рта, через 4—5 часов после кормления неподходящими по размеру пертуями (молодь трески) при искусственном кормлении выбрасывали их, а при естественном не брали совсем. Бычки 30—34 см длиной в большем аквариуме при длительном голодании неоднократно нападали на камбал длиной 20 см. Но широкое тело камбал не проходит через рот бычка и бычки принуждены были их выпускать.

Треска и сайда еще более разборчивы и немного неподходящий объект выбрасывается ими моментально. Табл. 1 показывает на соотношение размеров подопытного и пищевого материала. Если размер и род пищи подходящие, треска и сайда, не говоря о бычке, после искусственного кормления чувствовали себя прекрасно и разницы в интенсивности переваривания мы не получили.

Подопытные бычки от 17 до 30 см длиной получали пертуев от 11 до 17 см
„ сайды „ 23 „ 34 „ „ „ „ „ 9 „ 16,5 „

а) Морфологические изменения пищевого комка. Пища, попавшая в желудок, вызывает отделение желудочного сока. Изливающийся желудочный сок действует с поверхности пищевого комка. При значительном наполнении пищевой материал туго сбит в пищевой комок, перемешивание пищи в первые сутки пищеварения невозможно и проникновение желудочного сока внутрь пищевого комка происходит чрезвычайно медленно (рис. 1 и 2).

В первые 3—4 часа после приема пищи морфологических нарушений пищевого материала еще незаметно; пищевой комок покрывается густой слизью и слегка мутнеют глаза у пищевого объекта (рыба). Изливающийся сок остается прозрачным и густым.

Через 5 часов появляются беловатые пятна на покровах рыб, в местах наибольшего соприкосновения со слизистой оболочкой желудка или наиболее доступных действию желудочного сока (рис. 3). Постепенно сок все больше и больше разрушает покровные ткани объекта. От пертуя отваливается чешуя, куски кожи; сок, смешиваясь с пищей, мутнеет и становится более жидким (рис. 3).

Через 12 часов в местах тесного соприкосновения со слизистой оболочкой желудка пищевой объект теряет совершенно покровные ткани (рис. 4). Обычно пищевая рыбешка в желудке бычка лежит, свернувшись „калачиком“ (рис. 4), поэтому наружная сторона ее по истечении 12 часов теряет покровные образования, в то время как на внутренней стороне еще можно обнаружить кожу и чешую.

Вообще, если в желудке находится в тесном соприкосновении несколько пертуев, то при медленном проникновении сока внутрь пищевого комка, через $1—1^1/_2$ суток можно обнаружить совершенно не подвергнутые влиянию сока части (рис. 1 и 2).

Через сутки одна из брюшных стенок проглоченной рыбешки выпадает, ясно заметны еще не подвергнутые перевариванию внутренние органы пищевого объекта. Легко разрушаемые оболочки головы, глаза и жаберных крышек почти все исчезли и представляют собой обрывки ткани (рис. 5).

Через 2 суток кости головы легко отпадают, брюшная стенка еще больше разрушена, мышцы спины в некоторых местах легко распадаются на метамеры, они еще прикреплены к скелету. Лучи плавников выпали (рис. 6).

Через 3 суток пищевая рыба теряет свой хабитус, в желудке отдельными комьями лежат мышцы, иногда связанные с разрушенным скелетом. Скелет головы разрушен (рис. 7).

Через 4 суток в желудке незначительное количество крупных обломков мышц, легко распадающихся при прикосновении, и различные части скелета (рис. 8).

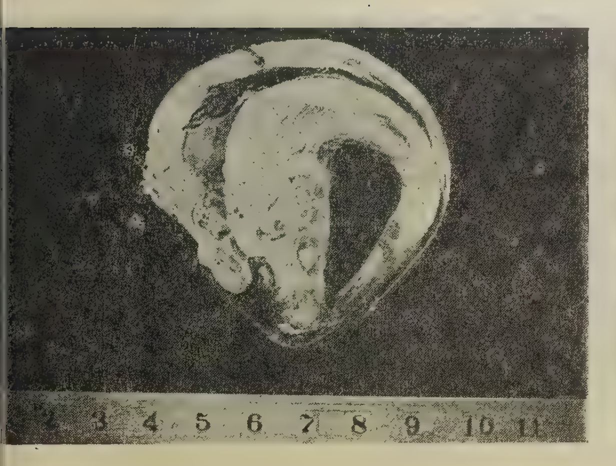
Через 5 суток небольшое количество мелко раздробленных мышц, и уже сильно размягченные кости, хрусталики распадаются на отдельные части, по костям черепа и количеству отолитов возможно определить количество переваренной рыбы и ее вид (рис. 7).

К 6 суткам или несколько позже желудок совершенно освобождается от пищи.

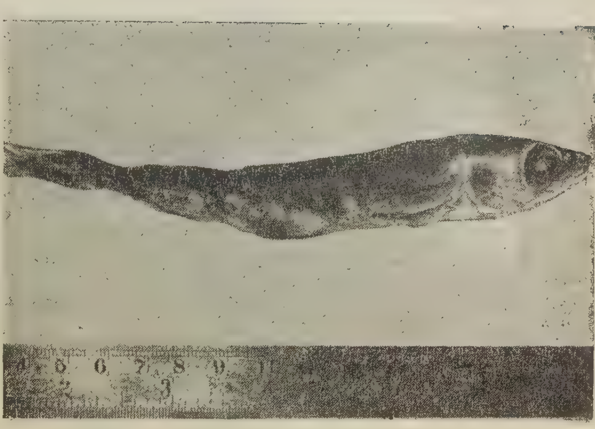
За все время переваривания, начиная с первых стадий разрушения пищевого комка и кончая полной эвакуацией, в желудке имеется достаточное количество желудочного сока; пищевой комок смочен обильно и после первых суток в желудке сок всегда смешан с мелко разрушенными комьями мышц, образуя пищевую кашицу.

б) Процент разрушения пищевого комка. Наряду с морфологическим разрушением объекта велись наблюдения над по-

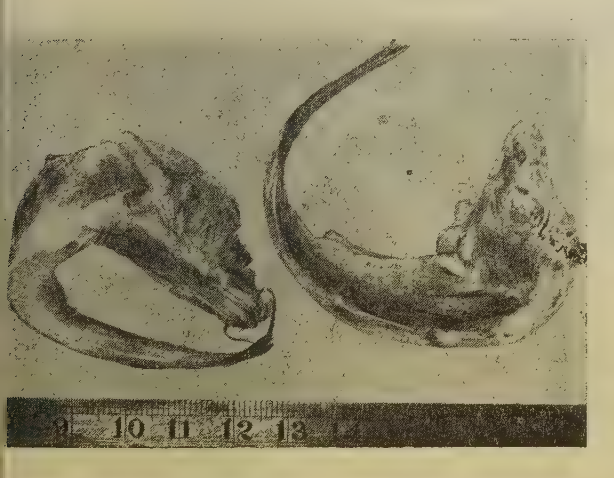
ТАБЛИЦА I



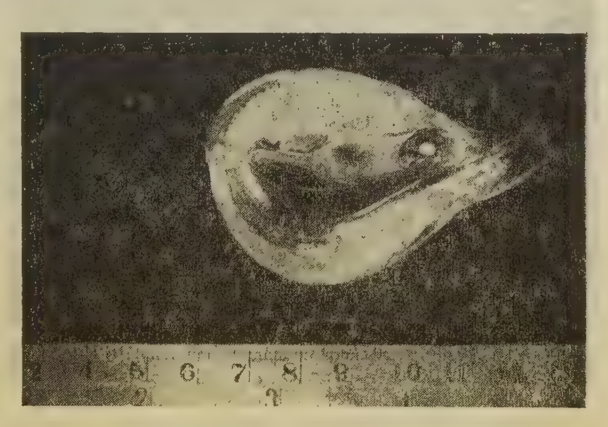
Пертуи из бычка № 39. Через $1^{1}/_{2}$ суток. Естественное положение пищи в желудке бычка. Места соприкосновения со стенкой желудка потеряли покровы



Пертуи из бычка № 15. Через 5 часов. Глаз и operculum затронуты перевариванием



Пертуи из бычка № 39. Через $1^{1}/_{2}$ суток. На месте тесного соприкосновения пертуев друг с другом хорошо сохранились покровы, видна чешуя



Пертуи из бычка № 20. Через 12 часов. Весь пертуй помещался в желудке. Покровы, соприкасавшиеся со стенками желудка, разрушены

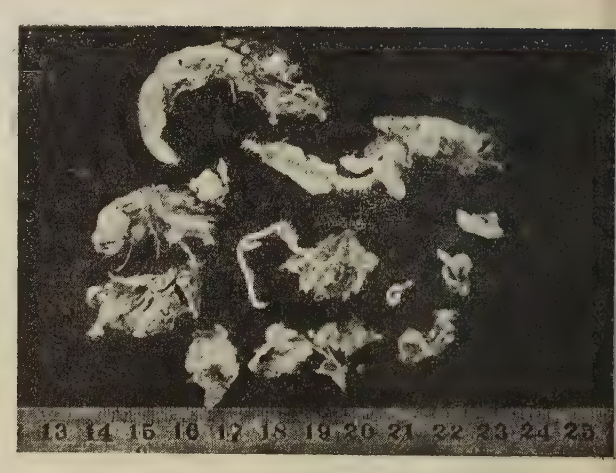


Пертуи из бычка № 7. Через 1 сутки. Покровы разрушены, выпала брюшная стенка, видны внутренние органы

ТАБЛИЦА II



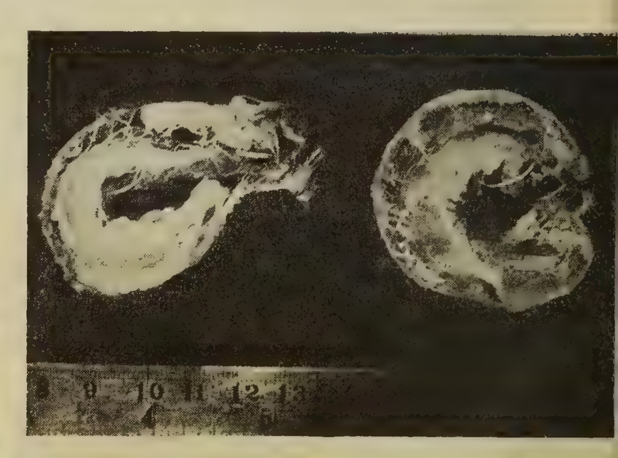
Пертуи из бычка № 8. Через 2 суток. Сильно разрушены брюшные стенки, хвостовая и спинная мускулутура



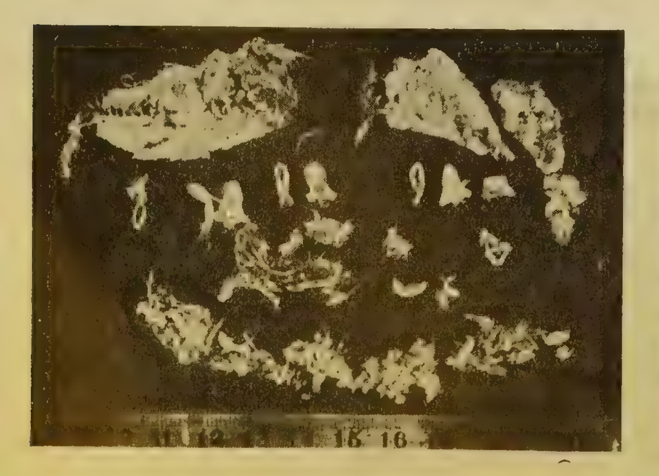
Мелкая сельдь из бычка № 1. Через $3^1/_2$ суток



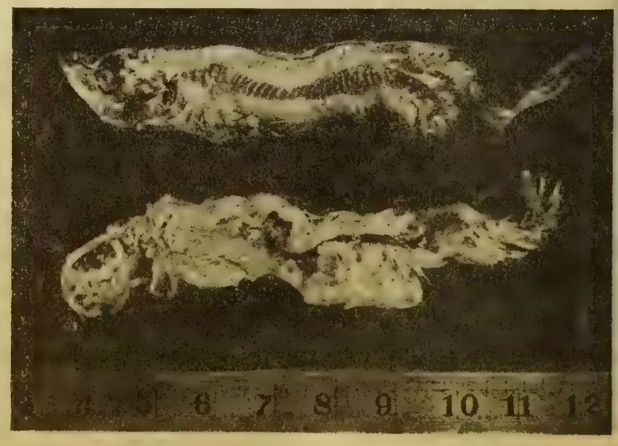
Пертуи из бычка № 14. Через 3 суток. Крупные, почти бесформенные куски мышц, легко отделяющиеся от скелета



Крупная сельдь из бычка № 43 и 44. Через 4 суток—слева, через 6 суток - справа

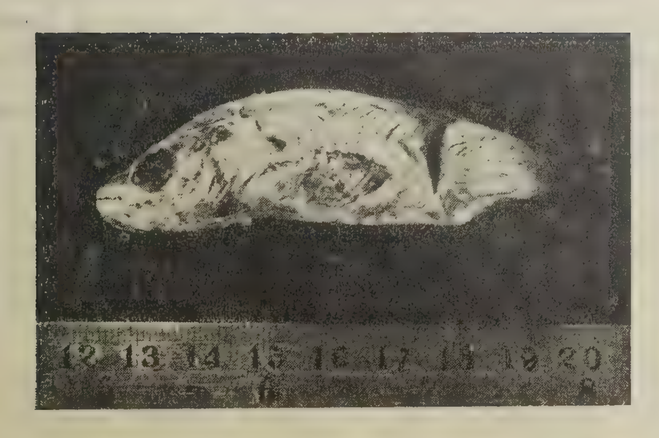


Пертуи из бычка № 62. Через 4 суток (верх). Крупные обломки мышц. Через 5 суток (низ). Кости головы, хрусталики и мелкие остатки мышц от 3 рыб



Сельдь (мелкая) из сайды и сельдь № 2 и 1 Через 1 сутки — верхняя, через 3 суток — нижняя

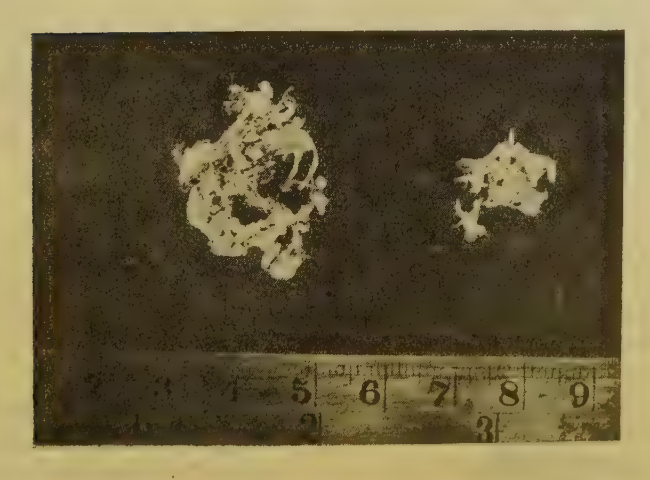
ТАБЛИЦА III



Пертуи из сайды № 19 через 1 сутки



Пертуи из сайды № 6 и 7 верхний через 3 суток, нижний через 2 суток



Пертуи из сайды № 15 и 12 через 4 суток

терей в весе пищевого комка в процессе пищеварения. Табл. 1 показывает процент потери в весе пищевого комка за различные сроки. За первые сутки в среднем разрушается около 26% пищевого комка.

Таблица 1. Бычки, объект питания молодь Gadidae

Подопытный объект				Пищевой объект						
№	L в см	вес в г	пол и половозрелость	название	L в см	вес в г	Продолжительность переваривания	% первонач. наполнен.	Вес переваренной пищи	% потери в весе пищев. комка
15	21	143	Juv	Треска	16	23	5 час.	16,0	1,2	5,2
15	21	143	"		13	18	12 "	12,5	3,56	19,8
16	20	130	"	"	16	25	12 "	19,2	4,1	17,4
									Средн.	18,6
7	30,5	425	♀ III—IV	"	14,5	18	24 час.	4,23	3,92	21,7
17	24,5	214	—		15	27	24 "	12,6	5,83	21,7
30	22,0	183	♀ III—IV	"	14	16	24 "	8,74	5,67	35,43
42	19	101	♂ II	"	12,5	12,5	24 "	12,37	3,38	27,0
									Средн.	26,45
12	23	277	Juv	"	13	10	$1^1/_2$ суток	3,61	4,87	48,7
3	22	186	"		11	25	$1^1/_2$ "	13,44	12,48	49,9
				"	12				Средн.	49,3
15	21	143	Juv	"	14	17	2 суток	11,8	9,7	57,05
18	21	183,5	"		14	14,27	2 "	14,79	13,33	49,36
—	—	—	—	"	14	13				
4	24	247	—	"	12,5	15,32	2 "	12,9	22,58	70,5
—	—	—	—	"	13,5	17				
8	28	298	—	"	18	41	2 "	13,75	15,77	38,5
									Средн.	53,89
6	17	78	Juv	"	12	15	3 суток	19,2	13,21	88,6
47	19	104	"	"	15	16	3 "	15,4	9,56	57,5
48	20	131	"		13	11	3 "	8,4	7,66	69,6
14	21	126	♂ II—III	"	14	21	3 "	16,7	14,61	69,1
10	23	172	♀ III	"	14	17	3 "	9,82	16,57	90,6
									Средн.	75,08
35	21	129	Juv	"	13	14	4 суток	10,85	12,98	90,5
19	23	209	♂ II—III	"	17	43	4 "	21,34	27,55	87,32
31	27	339	♀—IV	"	13	29,5	4 "	8,6	25,88	87,7
5	27,5	247	♀—IV	"	14	42	4 "	12,1	38,49	91,6
									Средн.	89,28
33	17	84	♂—II	"	13	15	5 суток	17,85	13,98	93
49	18,5	90	♂—II	"	12	10,5	5 "	11,6	8,84	84,1
32	18	93	♂—II	"	13	13,0	5 "	14	13,0	100
46	23	166	♀ III—IV	"	15	16,0	5 "	9,6	15,08	96,5
									Средн.	93,13
29	21	140	♀—IV	"	12,5	10,5	6 суток	7,5	10,5	100
34	21	172	♂—II	"	15	19,0	6 "	11,04	18,81	99
28	22	230	♀—IV	"	14,0	15	6 "	6,51	15	100
59	23	247	♀ III—IV	"	14,5	17	6 "	6,88	17	100
9	23	173	♀—III	"	13	27	6 "	15,6	27	100
				"	14				Средн.	99,8

Но для отдельных объектов имеются колебания, иногда чрезвычайно значительные. Особенно резкие колебания, в проценте переваривания у бычка приходятся на 2—3-е сутки переваривания.

Отчего зависят эти колебания?

Процессы переваривания для каждого вида рыб при большой общности имеют черты отличия в каждом индивидууме, которые и могут сказываться на величине процента разрушения пищевого комка. Трудно себе представить, чтобы процессы пищеварения у всех бычков шли совершенно одинаково.

Индивидуальные отличия могут чрезвычайно сильно сдвигать физиологические процессы, но все же только в известных пределах. В нашем же материале имеются колебания настолько большие, что заставили нас искать объяснения им в ряде других причин. При тщательном анализе нашего цифрового материала мы заметили зависимость между процентом переваривания и величиной пищевого комка (табл. 2).

Таблица 2. Зависимость процента переваривания пищи от процента наполнения

	1 сутки		2 суток		3 суток		4 суток		6 суток	
№№ подопытных объектов	30	17	15	18	47	48	31	5	23	34
L в см	22	24,5	21	21	19	20	27	27,5	21	21
Вес пищевого комка в г	16	27	17	27	16	11	29,5	42	10,5	19
% наполнения	8,74	12,6	11,8	14,79	19,4	84	8,6	12,1	7,5	11,04
% переваривания	35,43	21,7	57,05	49,36	57,5	69,6	87,7	91,6	100	99
Вес переваренной пищи в г	5,67	5,83	9,7	13,33	9,56	7,66	25,88	38,43	10,5	18,81

Если взять двух примерно одинаковых по размеру бычков (одинакового возраста) и дать им различные количества пищи, то оказывается, что переваривание пойдет быстрее на меньшем пищевом комке. При средних и близких процентах наполнения эта зависимость выступает не всегда ярко, она стирается другими причинами, например 1) реакцией желудочного сока [пища, попавшая в желудок с резкокислой реакцией, в первые часы переваривания даст больший процент разрушения пищевого комка (например бычок № 30)], 2) различной упитанностью пищевого объекта.

Тощий объект питания по сравнению с объектом средней упитанности в конечные сроки переваривания дает меньший процент разрушения, так как у него большой трудно перевариваемый остаток (бычок № 49). В первые же сутки переваривания он может дать и больший процент разрушения, так как его мышечный слой, обладая меньшей прослойкой жира, легче разрушается (бычок № 42); однако этот вопрос мы не считали еще достаточно разработанным и наконец 3) индивидуальные колебания. Все эти причины при близких наполнениях стирают зависимость скорости переваривания от величины пищевого комка. Поэтому для выяснения влияния на процент разрушения пищевого комка, его величины был поставлен специальный опыт. Двум самкам бычков (табл. 3) дали различные количества качественно однородной пищи. Выдерживали их в однородных условиях и после 3 суток оказалось, что в весовом отношении количества разрушен-

Таблица 3

Подопытный объект				Пищевой объект			Результаты переваривания			
№	L в см	вес в г	пол	название	L в см	вес в г	продолжительн.	% наполнения	вес перев. пищи в г	% переваривания
50	31	437	♀ III	Сайда	—	78	3 суток	17,8	14,7	18,8
51	31	437,3	♀ III	„	—	17	3 „	3,88	13,2	77,6

ного пищевого материала чрезвычайно близко (14,7—13,2), но процент переваривания очень сильно разнится; у бычка с малым наполнением переваривание прошло скорее (рис. 9).

Этот опыт, с одной стороны, указывает на несомненную зависимость переваривания от величины пищевого комка и, с другой стороны, что у объектов, одинаковых по своему биологическому состоянию и при прочих равных условиях, перевариваются приблизительно одинаковые весовые количества пищи. Именно поэтому задерживается разрушение пищевого комка больших размеров. Для разных сроков переваривания можно установить среднее весовое количество разрушенного пищевого материала, но это возможно только у подопытных объектов одной возрастной категории, так как у таких объектов приблизительно одинаков объем желудка и секреторная поверхность. В табл. 1 можно указать на имеющиеся примеры, как № 15—16; № 17—20; № 47—48.

Мы не занимались специально вопросом возрастных колебаний у бычков, да и трудно было, так как возраст бычков не определен. Но материал по проценту переваривания потребовал расшифровки и с этой стороны. Чтобы не сделать ошибки в возрасте, мы старались в нашем материале брать резко разнящиеся экземпляры по длине и с одинаковым процентом наполнения (но конечно с различным весом пищевых и комков).

Табл. 4 показывает, что переваривание идет быстрее у молодых (меньших) объектов Мы ничего не знаем о специфических особенностях физиологических процессов в различном возрасте. Поэтому с этой стороны подойти к разрешению быстроты переваривания у разных возрастов мы не можем, но одной из причин, ускоряющих разрушение пищевого материала у молодых объектов, можно считать небольшой пищевой комок. Желудочный сок быстрее проникает внутрь маленького комка, а также площадь соприкосновения пищи со слизистой оболочкой желудка у молодых объектов бо́льшая, чем у взрослых.

Таблица 4. Зависимость процента разрушения пищи от размеров бычков

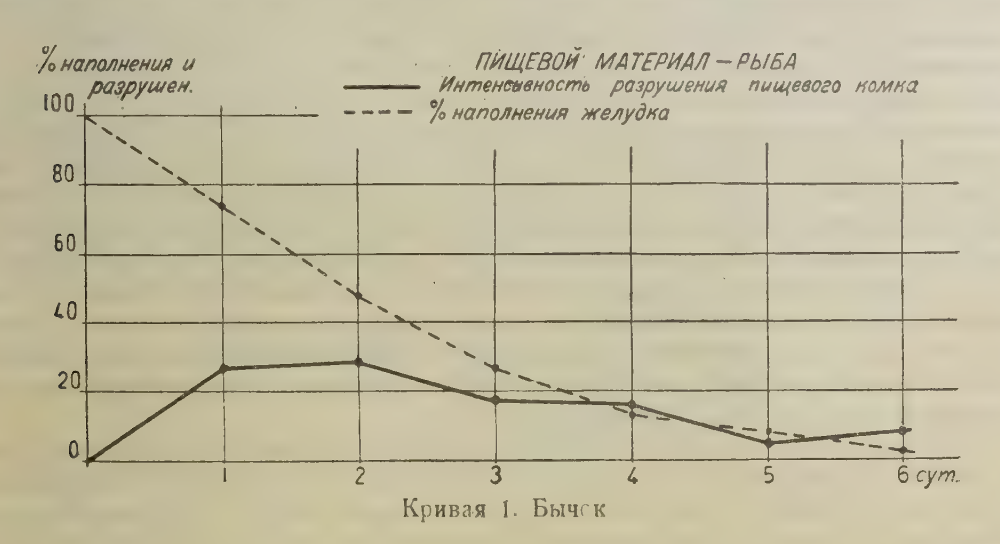
	1 сутки		2 суток		3 суток		4 суток	
№№ подопытных объектов	42	17	18	8	6	14	35	31
L в см	19	24,5	21	28	17	21	21	27,5
Вес пищи в г	12,5	27	27	41	15	21	14	29,5
% наполнения	12,37	12,6	14,79	13,75	19,2	16,7	10,8	8,6
Вес разр. пищи в г	3,38	5,83	13,33	15,77	13,21	14,61	12,98	25,88
% разрушен. пищи	27	21,7	49,36	38,8	88,6	69,1	90,5	87,7

Все перечисленные причины ведут за собой резкие колебания в проценте переваривания.

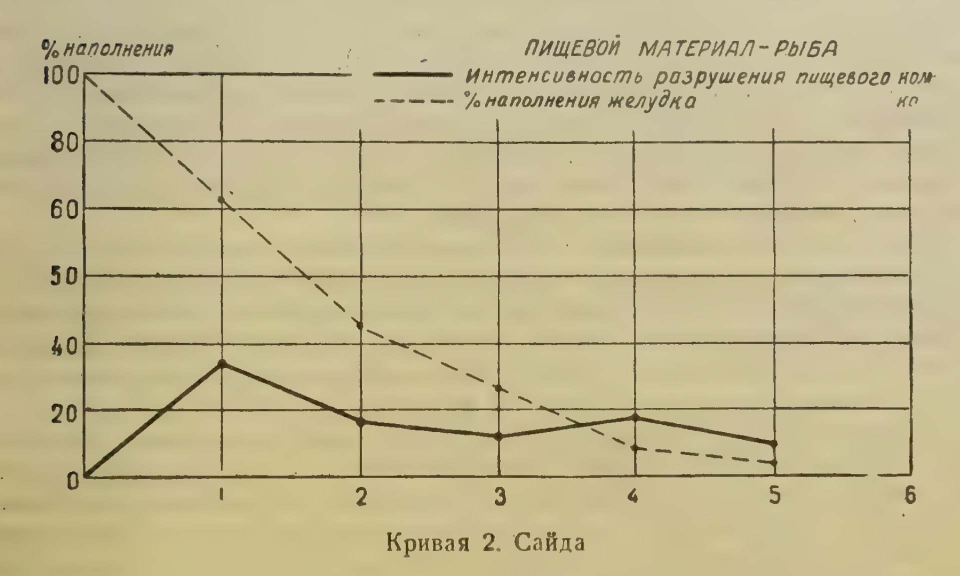
Наиболее резкие колебания в проценте переваривания наблюдаются в первые 3 суток, когда идет переваривание покровов, мышц,— легко переваримых частей пищевого объекта. К 4-м суткам, когда в желудке перевариваются остатки мышц, а в основном остается трудно перевариваемая часть пищевого комка, амплитуда колебания процента переваривания значительно суживается. Величина процента наполнения на окончательную эвакуацию желудка влияет очень мало, в случаях же небольших различий совсем не влияет. Это станет ясно из дальнейшего изложения.

в) Интенсивность переваривания. Суммируя данные процентов переваривания по отдельным срокам (см. табл. 1), видим, что в первые 3 суток происходит переваривание около 75% всего пищевого комка, в течение же последних 3 суток переваривается только 25%.

Данные, полученные указанным образом, дали возможность построить кривые интенсивности разрушения пищевого материала.



Кривая 1. Бычок



Кривая 2. Сайда

Кривые 1, 2, 3 построены следующим образом: зная средний процент разрушения пищевого комка за одни, двое, трое и т. д. суток, можно получить данные о разрушении пищевого комка за отдельные сроки (только за первые, вторые, третьи и т. д. сутки) например: у бычков (табл. 1) за первые сутки разрушено 26,45%, за 1-е и 2-е сутки 53,89% и т. д., за одни же вторые разрушено 27,44% (53,89—26,45), за одни третьи 16,19% и т. д.

Кривая 1 наглядно показывает, что интенсивность разрушения пищевой рыбы разделяется на две фазы: первая фаза, когда перевариваются легко разрушающиеся части (покровы, мышцы), и вторая фаза, когда разрушаются трудно перевариваемые части (кости, отолиты, хрусталики).

Таким образом несмотря на чрезвычайно длительный срок[1] общего переваривания, равный 6 суткам, эффективное переваривание—„разрушение легко перевариваемых частей“ длится 3—4 суток. „Остаточное переваривание“ (разрушение костей отолитов, хрусталиков и т. д.) до полного декальцинирования длится 2—3 суток. Процент наполнения сильно влияет на процент переваривания во время первой фазы, так как изливающийся сок может разрушить только определенное количество вещества и поэтому при значительных наполнениях длительность первой фазы растягивается. При малых наполнениях к 3-м суткам эффективное переваривание заканчивается, при наполнениях выше средних значений этот срок может быть увеличен до 4 суток. Кости, отолиты и пр., подвергающиеся действию кислоты во все время переваривания и особенно в конце первой и во вторую фазу, успевают декальцинироваться и к 6 суткам (немного раньше или немного позже) выбрасываются из желудка. Поэтому процент первоначального наполнения в незначительной степени влияет на окончательную эвакуацию.

г) Кишечник 1. Пилорические отростки. Во время пищеварения пилорические придатки заполнены кишечным соком. У бычков просвет пилорических придатков достаточно велик, при наполнении же соком он еще больше расширяется и сквозь растянутые стенки можно судить о содержимом.

В некоторых случаях в пилорических отростках имело место присутствие комков серовато-зеленого оттенка творожистой консистенции, без признаков морфологических образований перевариваемого объекта. О происхождении этих комков говорить трудно, но мы склоняемся к мысли, что эти комки не местного происхождения (слизистые образования пилорических отростков), а сильно разрушенные пищевые остатки, которые могли проникнуть из кишечника, так как при впадении в кишечник пилорические отростки сливаются в один просвет, образуя расширение кишечной трубки. В этом расширении во время пищеварения скопляются большие количества пищевого материала, выброшенного из желудка.

Вопрос о забрасывании морфологических компонентов пищи в пилорические придатки до сих пор спорный[2]. Но мы можем считать несомненным, что продукты распада основных пищевых компонентов, растворенных в соке, попадают в пилорические отростки. Об этом свидетельствует окрашивание пилорических отростков в цвет, соответствующий окраске пищи в желудке.

2. Кишечник. Первые порции пищи в кишечнике мы наблюдали через 18 часов после начала переваривания. Однако мы не считаем этот срок вполне достоверным, необходима тщательная проверка.

У бычка в кишечник пища всегда попадает сильно разрушенная (при рыбном питании) и следов морфологических структур невооруженным глазом обнаружить не удается.

Во время пищеварения весь кишечник заполнен гомогенной, серой массой; при переваривании сельди эта масса принимает серебристый оттенок.

В верхнем разделе кишечника пищевая масса имеет разжиженную консистенцию; сока всегда достаточное количество. Примерно с середины кишечника слизистая оболочка отделяет беловатые пленки, которые обволакивают пищевые массы. К концу кишечника пищевая масса сгущается, обволакивается пленками кала и в виде отдельных комков выбрасывается из кишечника.

---

[1] Что не расходится с данными Шольца.
[2] Имеются литературные данные о роли пилорических придатков.

Длительность пребывания пищи в кишечнике после полной эвакуации желудка установлена неточно. Пища наблюдалась 12 часов спустя, иногда же дольше.

д) Реакция[1] 1. Желудок. Реакция желудочного сока вне акта пищеварения близка к нейтральной точке. Среднее из 15 определений равно 6,77. В первые часы переваривания на пищевой комок изливается прозрачный густой и резко кислый желудочный сок; реакция его иногда достигает 2,4 pH. Через 4—5 часов, когда сок начинает разрушать покровные ткани пищевого объекта, он постепенно мутнеет, смешивается с разрушенными кусками тканей, разжижается и защелачивается. Реакция достигает 6,27. После 12 часов, когда основная масса покровных тканей разрушена, желудочный сок снова приобретает кислую реакцию и держится в течение всего процесса переваривания в среднем около 3—3,3.

После эвакуации желудка реакция в нем достигает опять нейтральной точки. В табл. 5 приведены средние значения pH за различные сроки переваривания.

Таблица 5. Реакция желудочного и кишечного сока бычка

Сроки переваривания	pH желуд. содержимого	pH сока верх. раздела кишечника	pH содержимого нижнего раздела кишечника
0	6,77	7,35	7,31
Через 1 сутки	3,35	7,3	7,59
„ 2 суток	3,27	7,31	7,66
„ 3 „	3,19	7,53	7,83
„ 4 „	2,88	6,83	7,7
„ 5 „	3,38	7,4	7,85
„ 6 „	3,16	7,12	7,85 } желуд пуст
„ 7 „	6,99	7,31	7,35 } желуд пуст

2. Пилорические отростки. Во время пищеварения реакция сока пилорических отростков слабо щелочная. Средние значения сока пилорических отростков равны 7,29—7,25. Размах колебаний реакции значительный и достигает 6,54—8,02.

3. Кишечник. В первом разделе кишечника реакция кишечного сока слабо щелочная; во время пищеварения она всегда кислее реакции в заднем разделе.

Это и понятно, так как во время переваривания в кишечник забрасываются из желудка кислые массы, которые понижают щелочность кишечного сока. Различия же между реакцией в верхнем и нижнем разделе кишечника сглаживается вне акта пищеварения (табл. 5).

II. Пищевой материал сельдь (Clupea harengus)

Опытов с кормлением сельдью очень немного, но о них необходимо сказать несколько слов, так как имеются некоторые отличия в переваривании. У нас имеется один опыт, когда кормовым материалом была мелкая сельдь (L. 10 см), и 3 опыта, где пищей служила крупная селедка (L. 18—22 см).

[1] См. работу А. Карпевич, Об изменении реакции кишечного сока во время пищеварения (сдается в печать).

БЫЧОК № 1

L.—26 см, вес 192 г, ♀ II—III. Сидел без пищи в течение семи суток. Затем ему дали только что уснувших сельдей. За полчаса бычок захватил 10 штук и больше не принимал.

Вес пищевого комка—99 г, процент наполнения—51,9. Через 3,5 суток бычка вскрыли. В желудке можно различить пять сельдей в очень переваренном виде (рис. 9). Степень переваривания соответствует трехсуточному перевариванию пертуев. Процент переваривания—86,6.

В желудке много мелко раздробленной мышечной кашицы в избытке сока, с массой жировых капель. Кишечник был заполнен серой гомогенной массой серебристого оттенка; жировые капли отсутствовали.

Три другие опыта проводились на бычках 31—35 см длиной. Им дана была крупная селедка по одной на бычка. Вес пищевого комка 78—90 г, процент наполнения 11,5—16,7. Вскрыты через 4 суток два бычка и один через 6 суток и 6 часов.

Переваривание у всех бычков не пошло дальше 75%. В желудке оставались еще значительные куски мышц сельдей (рис. 10); масса жира в желудке, смешанного с кашицей. В одном случае пилорические придатки заполнены химусом, в кишечнике разжиженная серая масса.

Задержку в переваривании мы точно объяснить не можем (недостаточно материала), но предполагаем, что большая жирность мешает быстрому расщеплению. В своей работе Элли (Ar. Alley, 17) говорит, что жир пищевой рыбы (макрель) у собаки уменьшает пептическую силу, уменьшает объем секреции и удлиняет часы пребывания пищи в желудке.

Реакция желудочного содержимого при питании сельдью более кислая, чем у бычка при питании пертуями (за 3,4 и 6 суток), она колеблется от 2,0 до 2,76.

В кишечнике реакция: I раздел от 6,97 до 7,67 pH, II раздел от 7,42 до 8,80 pH.

САЙДА (GADUS VIRENS)

Молодь сайды, которая у нас была под опытами, приходилось кормить искусственно. Сеголеток летом (июль) мы достать не могли и кормили пертуями, размер которых часто бывал предельным для наших подопытных объектов, к тому же размер аквариальных банок не позволял гоняться за добычей, а быстро плавающего пертуя не так-то легко поймать без разгона. Накормленная искусственно сайда чувствовала себя хорошо и обратно пищевой материал не выбрасывала. Имеющийся пищевой материал давал процент наполнения у сайд выше среднего. Табл. 6 показывает соотношения подопытного и пищевого объекта.

а) Морфологические изменения пищевого объекта. На сайде не удалось получить материала в первые часы переваривания. В нашем распоряжении имеются данные, касающиеся разрушения пищевого комка после суток переваривания.

Через сутки кормовой пертуй потерял покровы, одна из брюшных стенок подверглась разрушению (рис. 11).

Через 2 суток у различных рыб разрушение пищевого материала идет по-разному. Средний случай, когда у пищевого пертуя разрушена сильно брюшная стенка, видны внутренние органы. У сайды

Таблица 6. Сайда—пищевой материал молодь рыб

Подопытный объект				Пищевой объект			Результаты опытов			
№	L в см	вес в г	пол	название	L в см	вес в г	длительн. переваривания	первоначальный % наполнения	вес разр. пищи в г	% переваривания
8	23,5	112	♂ I	Сайда	10,5	11	1 сут.	9,73	3,26	29,6
17	25	136	Juv	„	10	9	1 „	6,57	4,3	47,7
16	26,5	171	„	„	11	9	1 „	5,2	2,6	28,8
2	28,5	172	„	Сельдь	11	12,67	1 „	7,36	4,13	32,5
								Среднее	3,36	34,6
10	16	103	Juv	Сайда	10	6	2 „	5,82	1,6	24,3
13	24,5	129	„	„	10,5	9	2 „	6,97	6,37	62,6
7	26	161	„	„	9	8	2 „	4,96	7,3	91,2
14	27	190	„	„	11,5	13	2 „	6,8	7,94	61,0
4	29	204	♀	„	12	13	2 „	6,3	2,43	18,4
								Среднее		51,5
5	23	104	Juv	Треска	13	13	3 „	12,5	12,28	94,4
9	26	156	„	Сайда	11	12	3 „	7,69	8,86	59,1
1	30,5	234	„	Сельдь	16,5	24	3 „	10,21	17,21	72,3
6	34	374	♂ I	Треска	15	27	3 „	7,21	19,7	72,9
								Среднее		62,9
12	24,5	133	Juv	Сайда	10,5	10	4 „	7,51	9,69	96,9
15	25	151	„	„	11,5	12	4 „	7,9	9,96	83,0
								Среднее		89,9
11	24	137	„	„	9	8	5 „	5,8	8	100
18	27	175	„	„	12	13	5 „	7,4	12,87	99
										99,5

№ 7 пертуй очень сильно разрушен, в желудке остались кости и и небольшое количество мышц. У сайд № 10 и № 4 переваривание пошло очень недалеко, объекты потеряли покровы и у них слегка разрушена передняя часть (голова) (рис. 12).

Через 3 суток пищевой объект теряет свой хабитус, мышцы легко отделяются от скелета (рис. 12).

Через 4 суток в желудке остается комок из костей и небольшого количества мышц, которые к 5 суткам или несколько позже при окончательном разрушении выбрасываются в кишечник (рис. 13). В основном в характере морфологических разрушений пищевого комка у бычков и у сайды различий нет.

У сайды во время переваривания в желудке почти не было свободного сока. Пища чрезвычайно слабо смочена желудочным соком; химуса и разрушенных частей в желудке в большинстве случаев не наблюдалось. И только на 3-е сутки, когда пищевой комок чрезвычайно сильно разрушен, можно наблюдать мелкие остатки пищи, смешанной с соком. К сожалению мы не имели половозрелых экземпляров сайд и не могли сравнить характер пищеварения у молодых и взрослых особей.

Процент наполнения и процент переваривания. Во всех опытах с сайдой наполнение желудков было значительным и очень часто близким к максимальному. Поэтому здесь мы не имеем резкой зависимости процента переваривания от процента наполнения, но и здесь мы можем указать на объекты, у которых выступает эта зависимость довольно ярко. Например:

за 1 сутки у сайды № 8 и № 17,
„ 2 „ „ „ №№ 13, 7, 14,
„ 3 „ „ „ нет близких по размерам объектов,
„ 4 „ „ „ № 12 и № 15,
„ 5 „ „ „ № 11 и № 18.

Меньший пищевой комок дал больший процент разрушения.

У сайды № 10 и № 4 на первый взгляд трудно объяснимый медленный темп переваривания. При рассмотрении протоколов опытов этих рыб оказалось, что для них пищевой объект был велик и через 2 суток хвостовой плавник торчал из глотки и хвостовая часть пищевого пертуя имела покровы, тогда как голова чрезвычайно сильно разрушилась с отпадением висцерального скелета и черепа, т. е. степень переваривания можно приравнять к 2 суткам, в весе потеряно мало и поэтому процент переваривания низкий.

Если рассмотреть весовые количества разрушенной пищи, то в среднем за 1 сутки, где подопытные объекты близких размеров, мы имели небольшие колебания в количествах разрушенной пищи; оно колеблется от 2,6 до 4,3. Для 2 суток, если исключить № 10 и № 4, колебания весовых количеств еще более незначительны—6,37—7,94, в то время как процент переваривания колеблется очень сильно и показывает на зависимость от процента наполнения.

За 4 сутки веса разрушенной пищи близки (9,69—9,96) и материал вполне достоверный, так как подопытные объекты близки по размеру и конечно одного возраста.

За 5 суток из 4 сайд с малым наполнением пищевой объект переварился совершенно, у сайд с большим наполнением переваривание заканчивается. Разные по размеру объекты не позволяют установить максимально возможного количества разрушаемого вещества.

Из данного материала можно сделать следующие выводы: у рыб размером 23—28 см за 1 сутки переваривается максимально около 5 г пищевого вещества; за 2 суток в среднем 7,2, максимум 8 г; за 3 суток подопытные объекты дают резкие колебания в зависимости от своих размеров: объекты до 22 см могут переварить максимум около 12 г, в среднем 10, объекты же 30 и 34 см длиной переваривают около 20 г, почти в 2 раза больше.

Эти опыты указывают, что с увеличением поверхности слизистой оболочки желудка абсолютное количество переваренной пищи увеличивается. Материал за 4-е и 5-е сутки очень мало отличается друг от друга по количеству переваренного вещества, так как в это время идет остаточное переваривание.

Что касается эффективного переваривания, то оно идет в первые 3—4 суток, в это время происходят наибольшие колебания в проценте переваривания и средний процент переваривания за 3—4 суток равен 63—90 всей пищи. Разницы в длительности эфективного переваривания у бычка и сайды нет. Ускорение общего срока переваривания происходит за счет остаточного переваривания.

Это можно объяснить более нежным скелетом пищевого материала сайд, кости, хрусталики и отолиты которого легче декальцинируются и разрушаются.

На кривой № 2 представлена интенсивность пищеварения у сайды в различные периоды.

В кишечник пища попадает в совершенно переваренном виде. О проникновении форменных элементов в пилорические придатки сайды, особенно у молоди, говорить не приходится, так как отростки имеют чрезвычайно узкий проход.

Через сутки весь кишечник уже заполнен химусом.

Верхний раздел заполнен густой гомогенной серой массой. Нижний раздел заполнен разжиженной серой массой. У сайды во все время переваривания в верхнем разделе всегда густая гомогенная масса, в нижнем отделе она разжижается и никогда не наблюдали сгущенных каловых масс в каловых пленках.

Переваривание мелкой сельди в сайде не дает различий с пертуя (рис. 14).

в) Реакция 1. Желудок. Реакция содержимого желудка вне акта пищеварения близка к нейтральной точке или слабокислая. Изменения реакции в первые часы переваривания не прослежено.

После суток переваривания реакция желудочного сока вместе с остатками разрушенной пищи слабокислая. Постепенно по мере освобождения желудка сок закисляется и на 4-е сутки достигает 3,54 (табл. 7).

Таблица 7. Реакция желудочного и кишечного сока сайды—пищевой материал пертуи

Сроки переваривания	pH жел.	pH верхнего отдела кишечника	pH нижнего отдела кишечника	
0	6,1			
Через 1 сутки	5,53	7,93	8,07	
„ 2 суток	4,84	7,62	7,93	
„ 3 „	4,33	7,66	7,76	
„ 4 „	3,52	7,31	7,61	
„ 5 „	4,28	6,95	7,47	желудок пуст

2. Кишечник. Реакция кишечного сока во время переваривания слабощелочная; в верхнем разделе всегда более кислая, чем в нижнем. С постепенным закислением желудочного сока идет очень медленное закисление кишечного сока.

ТРЕСКА

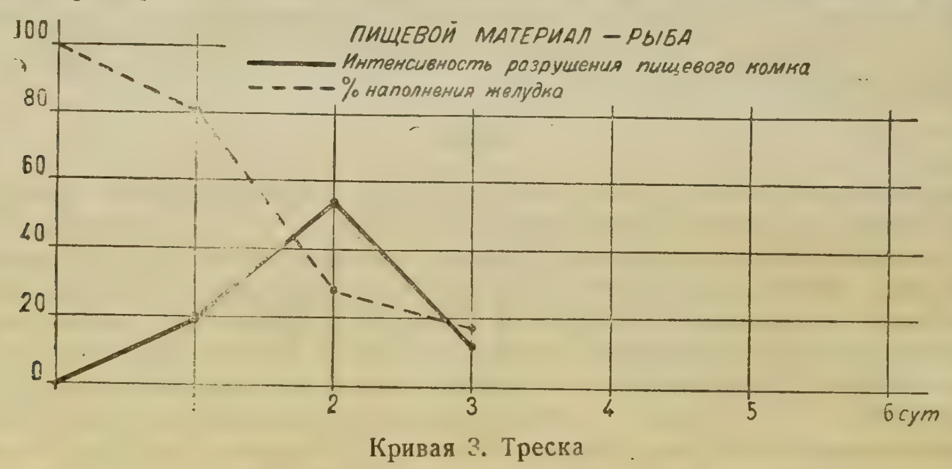
а) Разрушение пищевого комка. Половозрелая треска от 50 до 56 см в наших условиях чувствовала себя довольно плохо. Три экземпляра половозрелой трески, которые нам удалось достать, в течение месяца не принимали предлагаемой пищи (пертуев, трески и сайды). За время пребывания трески в аквариуме рыбы начали слепнуть и пищу принимать не могли. Через месяц нам удалось достать сельдь. Одна из них еще была живой; ее впустили в аквариум с треской, и та треска, у которой был 1 глаз здоров (треска № 1), моментально поглотила живую сельдь. Остальных мертвых сельдей мы подвешивали за хвостовой плавник на ниточке и опускали в аквариум; треска пожирала их охотно. В результате треска № 1 захватила 6 селедок. Треска с больными глазами (№ 3) не реагировала на пищу, ее накормили искусственно. Она чувствовала себя хорошо и пищу не выбросила. При вскрытии оказалось, что у трески № 3 после суток переваривания в желудке из 6 селедок 3 хорошо сохранились, 3 других представляют собой сильно переваренные остатки пищи; мышцы отделены от скелета и перемешаны с костями черепа и позвоночника (рис. 20).

У трески № 1, вскрытой через 3 суток, желудок был совершенно пуст. Остальные подопытные объекты (табл. 8) молодь 2-летки. У них в естественных условиях питание еще смешанное. Они охотно пожирают гаммарусов, а также при подходящих размерах набивают желудки сеголетками. В наших опытах их кормили сеголетками и плохо выросшими пертуями трески; этот материал достать было трудно. Молодь кормили искусственно; в некоторых случаях 2-летки охотились сами за сеголетками (треска № 6). Небольшой экспериментальный материал по треске не дает возможность развернуть его анализ, но все же указывает на чрезвычайно близкий характер переваривания к бычкам и особенно к сайдам.

Таблица 8. Треска—пищевой материал молодь Gadidae

№	L в см	Вес в г	Пол	L в см и название	Вес в г	Продолжительн. переваривания	% наполнения	Вес перевар. пищи	% переваривания
4 а	21	61	Juv	Сайда	8	1 сутки	13,1	3,6	20
3	55	1177,45	I–II ♂	Сельдь 11,5, 11, 11,75, 11, 12,12	59,69	1 сут. 2 ч.	5,09	19,22	32,03
7	20	6,6	Juv	Сайда 10	7	2 суток	11,1	3,88	55,4
5	22	82	„	Сайда 9	6	2 „	7,31	4,34	89,00
				Сайда 6					72,2
6	16	32	„		4	3 „	12,5	3,39	84,7
1	53,5	800	♀ II	Сельдь 6 шт.	69	3 „ 5 ч.	8,6	69	100

Характер разрушения пищевого комка за первые сутки не отличается от предыдущих объектов, но в дальнейшем у молоди идет увеличение процента переваривания. К сожалению наш материал не дает конечного срока переваривания у двухлеток. Но, судя по процентам переваривания за 2-е и 3-е сутки, можно предположить, что у них переваривание может закончиться через 4 суток (кривая № 3).



Кривая 3. Треска

И это ускорение зависит от возраста. В пищевой комок небольшой величины быстрее проникает желудочный сок, а также точек соприкосновения пищевого материала у молоди со слизистой оболочкой желудка больше, чем у взрослых объектов. Поэтому у взрослых при хорошем наполнении переваривание пойдет медленнее. Кроме того молодой пищевой материал не даст длительного остаточного переваривания. В наших же опытах ясно видно, что эффективное переваривание длится при средних наполнениях двое (треска № 5) и трое суток при максимальных наполнениях (треска № 6). Зависимость скорости переваривания от величины пищевого комка здесь также выступает ясно (треска № 7 и № 5).

О двух опытах на половозрелой треске с селедкой говорить трудно, так как после месяца голодания треска получила легко перевариваемый материал (молодь сельди имеет легко разрушающуюся мускулатуру и сравнительно с взрослой сельдью небольшое количество жира), который переварился уже к третьим суткам.

В желудке трески во время переваривания наблюдается присутствие свободного сока и химуса: у половозрелых особей сока и химуса довольно много, у молоди же он в небольших количествах.

Кишечник. При рыбном питании кишечник трески заполнен серой гомогенной массой при селедочном питании серебристого оттенка; никаких морфологических структур обнаружить в кишечнике не удалось. В верхнем разделе кишечника химус разжижен, в нижнем он значительно сгущен.

б) Реакция. Во время переваривания в желудке реакция кислая; у молоди близка к реакции желудочного содержимого сайды от 3,3 до 5; у половозрелых—ближе к реакции у бычка: около 3—5.

Реакция кишечного сока слабо щелочная:

в верхнем разделе от 6,57 до 7,67
» нижнем » » 7,04 » 7,63

Выводы

1. У рыб, обладающих резко обособленным желудком, возможны чрезвычайно большие наполнения. У бычков при питании сельдью до 50% наполнения в наших опытах при питании пертуями до 25%. Молодь трески при питании пертуями до 12%.

2. Разрушение пищевого комка происходит только в желудке.

3. Пищевой комок подвергается действию желудочного сока с поверхности. Проникновение сока внутрь пищевого комка идет по мере разрушения верхних слоев. Через сутки и больше можно обнаружить внутри пищевого комка части, совершенно не подвергшиеся действию фермента.

4. У бычков (половозрелых) переваривание происходит при избытке желудочного сока.

У трески (половозрелая) имеется достаточно сока, у молодых сока меньше. У сайды (молодь) в желудке очень часто не наблюдается свободного сока.

5. Переваривание у бычков и сайды при питании пертуями продолжается 5—6 суток. Весь период пищеварения можно разбить на две фазы:

Первая фаза—эфективное переваривание, когда разрушается легко перевариваемый основной пищевой материал. Первая фаза в зависимости от наполнения длится от 3 до 4 суток у бычков, около 3—$3^1/_2$ суток у сайды и около 2—3 суток у трески (молодь).

Вторая фаза—остаточное переваривание, продолжающееся 2—3 дня у бычков, около 2 дней у сайды и около суток у трески (молодь).

6. В первую фазу переваривается около 75—80% всей пищевой массы, во вторую фазу—оставшийся материал.

7. Различие в длительности эффективного и остаточного переварирания у наших объектов не может указывать на видовую изменчивость, а зависит от различного возрастного состава этих объектов.

8. Величина пищевого комка увеличивается с возрастом, что является одной из возможных причин замедления переваривания пищи у взрослых рыб по сравнению с молодью.

9. Величина пищевого комка при одном возрастном составе подспытных объектов как бы ускоряет или замедляет переваривание, на самом же деле скорость переваривания у данной возрастной группы будет в известных пределах одинакова, так как количество изливающегося сока имеет свой максимум, и количество пищи, перевариваемое за единицу времени, приблизительно одно и то же. Поэтому скорость разрушения пищевого комка будет проходить там медленнее, где комок больше, и наоборот.

10. В кишечник пища выбрасывается в виде совершенно переваренной гомогенной кашицы. Срок первой эвакуации из желудка не установлен. В кишечнике бычка через 18 часов от начала пищеварения всегда можно наблюдать присутствие кашицы.

11. В пилорических отростках бычков имело место присутствие бесструктурных комков творожистой консистенции, похожих на химус кишечника.

12. У бычка и трески в кишечнике во время пищеварения имеется достаточное количество кишечного сока, в верхнем разделе пищевые массы всегда в разжиженном состоянии.

С середины кишечника они сгущаются и у бычка обволакиваются каловыми пленками. У сайды в верхнем разделе пищевые массы всегда в сгущенном состоянии, к нижнему разделу разжижаются. Консистенция каловых масс не определялась.

13. Реакция в желудке, вне акта пищеварения, близка к нейтральной точке. В пустом желудке нет свободного сока. Введенная пища вызывает сокоотделение. Желудочный сок—резкокислой реакции (2, 4—3).

В процессе переваривания реакция содержимого желудка (химуса) меняется (отдельные ткани разрушающегося объекта изменяют реакцию сока). Во время разрушения покровных тканей желудочный сок защелачивается. После 12 часов, когда разрушение покровов в основном закончилось, реакция изменяется в сторону кислого значения и для бычка в течение последующих пять суток держится от 2,88 до 3,35, у сайды от 3,52 до 5,53 и для трески (3,3—5).

После освобождения желудка реакция содержимого приближается к нейтральной точке.

14. Реакция в кишечнике слабощелочная, причем в верхнем разделе всегда кислее, чем в нижнем, и с повышением кислотности содержимого желудка в слабой степени закисляется и содержимое кишечника.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XV 1936 г. ВЫП. 1

ДЕЙСТВИЕ ПРОЛАНА И НЕСТЕРИЛИЗОВАННОЙ МОЧИ БЕРЕМЕННОЙ ЖЕНЩИНЫ НА СОЗРЕВАНИЕ ПОЛОВЫХ ПРОДУКТОВ ОКУНЯ[1]

Т. Е. Морозова

Из лаборатории гидробиологии института зоологии МГУ

Со времени открытия Цондеком и Ашгеймом гормона передней доли гипофиза в моче беременной женщины, который они назвали проланом (пролан А и пролан В), наука имеет очень большое количество исследований действия гормона передней доли гипофиза в различных направлениях: 1) влияние на созревание половых желез и овуляцию, 2) взаимоотношение пролана и гормонов, продуцируемых половыми железами и плацентой, 3) влияние гормона передней доли на обмен веществ и пр.

Все эти работы велись и ведутся большей частью на теплокровных животных: главным образом грызунах, затем на рогатом скоте, морских свинках и на обезьянах.

Совсем незначительно количество работ по влиянию гормона передней доли гипофиза на холоднокровных животных, например амфибий и рыб (Bellerby, Houssay, Wolf). Но если мы имеем огромное количество работ, которые исчисляются сотнями, о влиянии гормона на самок, то количество работ, проводимое с действием гормона передней доли гипофиза на самцов, совершенно незначительно.

Скадовский и Парфенова первые в СССР применили действие стерилизованной мочи беременной женщины („гравидан") на созревание яиц у окуня. Ими было поставлено 3 серии опытов в 1932/33 г. в январе, марте и апреле. Во всех 3 сериях большое количество окуней дало положительный эфект. Икра, выметанная самками, по морфологическому строению была совершенно нормальная. В январскую серию авторам не удалось произвести оплодотворения за неимением текучих самцов. В мартовской и апрельской сериях икра была оплодотворена, развитие икры дошло до личинки.

Произведенные нами исследования имели своей целью выяснить ряд вопросов: 1) если предположить, что в „гравидане" основным стимулирующим фактором является пролан, то естественно было вывести заключение, что чистый препарат пролана должен иметь аналогичное действие; 2) в основном такое же действие должно быть вызвано и нестерилизованной мочой беременной женщины; 3) если пролан

[1] Работа доложена на Всесоюзном совещании по физиологии и экологии рыб в Москве 27.III—2.VI. 1935 г.

является гонадостимулирующим гормоном у самок окуней, то он должен стимулировать и созревание молоков.

Известно, что самцы окуня имеют годичный цикл созревания семени (Кулаев). После выбоя (который происходит у самцов окуней во второй половине апреля) семенники сморщиваются и имеют минимальный вес в течение июня, июля и августа. Затем с осени вес семенников снова начинает подниматься и в январе—феврале достигает максимума, а в марте зрелые сперматозоиды уже выходят в центральный канал. Апрельское состояние семенников характеризуется как состояние текучести.

Следовательно, применяя гонадостимулирующий гормон, можно было получить ускорение сперматогенеза и состояние полной текучести спермы. Все эти вопросы легли в основу опытов 1934/35 г.

Было поставлено 3 серии опытов: I серия действие нестерилизованной мочи беременной женщины на самок окуней. II серия включала в себе: а) действие нестерилизованной мочи беременной женщины на самок; б) действие чистого препарата пролана на самок; в) действие чистого препарата пролана на самцов окуней.

Контролем служили окуни 3 типов: 1) одним вводилась моча небеременной женщины, 2) другим вводился под кожу раствор Рингера и 3) окуни, которые не подвергались инъекции.

Необходимо подчеркнуть, что условия содержания окуней опытных и контрольных были совершенно тождественны. Опытные и контрольные окуни содержались в одном аквариуме-ванне вместимостью воды от 20 до 25 ведер. Вода целый день поддерживалась проточной (на ночь краны закрывались, проточность прекращалась, но вода продувалась чистым воздухом с улицы при помощи воздуходувки).

Суточные колебания температуры воды были от 6 до 9°.

Моча бралась от женщины на 3-м и 5-м месяце беременности. Перед употреблением моча отстаивалась в течение 4—5 часов.

Пролан в виде сухого порошка содержал 20 000 М. Е. в 1 г. Перед употреблением небольшая доза пролана отвешивалась и растворялась в нескольких куб. сантиметрах дестилированной воды, и водный раствор инъицировался.

Инъекция производилась в мышцы спины под спинным плавником, ближе к хвосту медицинскими шприцами объемом в 1—2 $см^3$.

К сожалению подопытный материал был совершенно неизвестен со стороны условий режима водоема. Окуни были куплены в магазине „Мосторг“, торгующем живой рыбой. Они были довольно крупные—весом от 250 до 750 г (все окуни не взвешивались, определялся вес самого мелкого и самого крупного).

Перед опытом несколько окуней было вскрыто для выяснения состояния икры. Икра оказалась совершенно темной, непрозрачной, икринки довольно крупные, оплетенные сетью кровеносных сосудов.

Эта стадия соответствовала IV стадии зрелости (по данным Филатова и Дуплакова).

Всего под опытом прошло 22 рыбы, из них 17 самок и 5 самцов. 14 самок дали зрелую икру и 5 самцов—совершенно зрелую сперму.

9 окуней самок и 2 самца служили контролем.

Как видно из табл. 1, 3 окуня выметали икру. Срок созревания икры длился от 9 до 12 суток. Икра вскрытых окуней показывала идущие в ней процессы созревания.

Уже на 3-й день после введения гормона (18.XI) начались изменения в яйце. Перед этим яйцо представляло собой темную, непрозрачную массу. Теперь же в середине ооплазмы появилась светлая зона—мелкие, блестящие капельки жира.

Таблица 1. I серия

Стимулятор	Опытн. животное №	Дата начала опыта	Дата икрометания	Количество инъицир. вещ. в см^3 в течение всего опыта	Состояние икры	Примечание
Моча беременной женщины (нестерилизованная)	1E	16.XI.1934	—	0,5	В середине ооплазмы появилась светлая зона	18.XI окунь погиб и был вскрыт
	2E	16.XI.1934	—	1,0	Появились крупные капли жира	20.XI окунь вскрыт
	3E	16.XI.1934	25.XI.1934	2,0	Икра зрелая	
	4E	16.XI.1934	—	—	В средине крупная капля жира и ряд мелких	23.XI окунь погиб и был вскрыт
	5E	16.XI.1934	26.XI.1934	2,0	Икра зрелая	
	6E		27.XI.1934	2,0	Икра зрелая	
Контроль	—	—	—	—	—	—
Моча небеременной женщины	1	16.XI.1934	—	—	—	
	2	16.XI.1934	—	—	—	Контрольные не метали икру[1]
	3	16.XI.1934	—	—	—	

Таблица 2. II серия

Стимулятор	Опытное животное №	Дата начала опыта	Дата икрометания	Колич. инъиц. вещества в см^3 в течение всего опыта	Колич. инъиц. вещества в МЕ в течение всего опыта	Состояние икры	Примечание
Моча беременной женщины (нестерилизованная)	1	22.XII.1934	2.I.1935	1,0	—	Икра зрелая	Икра оплодотворена спермой, полученной от опытных самцов
	2	26.XII.1934	13.I.1935	2,5	—	„ „	
	3	26 XII.1934	13.I.1935	2,5	—	„ „	
Пролан	1	22.XII.1934	31.XII.1934	3,0	30	„ „	
„	2	22.XII.1934	1.I.1935	4,0	40	„ „	
„	3	26.XII.1934	9.I.1935	2,0	20	„ „	
„	4	26.XII.1934	12.I.1935	3,0	30	„ „	
„	1	26.XII.1934	7.I.1935	2,0	20		От всех 5 самцов была взята сперма для оплодотворения икры. Сперма оказалась вполне полноценной
„	2	26.XII.1934	7.I.1935	2,0	20	Сперма зрелая	
„	3	26.XII.1934	9.I.1935	2,0	20	„ „	
„	4	4.I.1935	10.I.1935	1,0	10	„ „	
„	5	4.I.1935	10.I.1935	1,0	10	„ „	
		Контроль					
Раствор Рингера	1			2,0			
			Контрольные самки не метали икру[1]				
„ „	2			2,0			
„ „	3			2,0			
„ „	4			2,0			
Без всякой инъекции	1		Контрольные самцы не дали зрелой спермы				
	2						

[1] Контрольные самки начали метать икру только в начале мая.

Через 5 дней ооплазма яйца (20.XI) содержала ряд довольно крупных капель жира, разбросанных по всем направлениям, а также в центре кучку более крупных капель. Через 8 дней (23.XI) икра имела в центре крупную каплю, около которой расположился ряд более мелких жировых капель.

Окончательно созревшее яйцо имеет в середине одну очень крупную жировую каплю и светлое блестящее поле ооплазмы. Ооплазма окружена двумя очень плотными оболочками.

Такая же картина созревания икры окуней приведена Скадовским и Парфеновой.

Выметанная икра осталась неоплодотворенной за неимением текучих самцов.

Вторая серия включала в себе опыты с влиянием мочи беременной женщины на самок и пролана на самок и самцов. Опыты были начаты в декабре 1934 г., закончились в январе 1935 г.

Несмотря на то что во второй серии 7 самок выметали икру, оплодотворить ее удалось только у одной самки. Дело в том, что икра остальными 6 самками выметывалась в воду, а после пребывания в воде до 4 часов икра набухала и не могла быть оплодотворена.

Такое явление требует особенной напряженности в работе экспериментатора, который должен уследить начало икрометания, взять икру в „сухом" виде (не допустить погружения в воду) и произвести искусственное оплодотворение.

Большой интерес вызывает поведение самцов, созревших под влиянием пролана. У таких самцов отсутствует инстинкт к оплодотворению икры.

Икра, выметанная самками в присутствии самцов, остается неоплодотворенной, тогда как в период естественного нереста (вторая половина апреля) самцы оплодотворяют выметанную икру.

Сперматозоиды в полученной сперме (она появлялась у самцов без всякого надавливания, стоило их только взять в руки) активно двигались под микроскопом в капле воды. Лучшей проверкой полноценности спермы было произведенное 13.I.1935 г. оплодотворение икры. Икра оплодотворялась порциями от всех 5 самцов.

В этой серии срок созревания несколько удлинился: от 9 до 16 суток для самок и от 4 до 15 для самцов. Зависит ли срок созревания от количества введенного вещества,— этот вопрос должен быть решен в ближайшем будущем. Это даст возможность определить минимально потребную дозу, необходимую для созревания окуней, или, что то же, окуневую единицу.

Таблица 3. III серия

Стимулятор	№ опытного животного	Дата начала опыта	Дата икрометания	Колич. иньиц. вещества в см³ в течение всего опыта	Колич. иньиц. вещества в М. Е. в течение всего опыта	Состояние икры	Примечание
Пролан	1	16.III.1935	22.III.1935	3,0	30	Икра зрелая	
"	2	16.III 1935	23.III.1935	3,0	30	" "	Икра оплодотворена
"	3	16.III.1935	25.III.1935	3,0	30	" "	
"	4	16.III.1935	25.III.1935	3,0	30	" "	
		Контроль					
Раствор Рингера	1	16.III.1935	Нет	3,0	—		Икру контрольные не метали
Раствор Рингера	2	16.III.1935	Нет	3,0	—		

В III серии обращает на себя внимание сокращение срока созревания, он длится всего от 7 до 9 суток. Вполне достоверно, что сокращение срока созревания наступило благодаря происшедшей зрелости яичников, в весенний период. Такой факт отмечают в своей работе Скадовский и Парфенова.

Мейен в своей работе по изучению цикла созревания яичника окуней дает полную картину превращения овоцитов одного порядка в овоциты более высшего порядка в весенний период (овоциты, A. B. C. Д. E., которые как бы переходят из одной стадии в другую).

Из литературы мы имеем ряд случаев, когда автор, указывая на откладку яиц под влиянием гормона, очень мало сообщает, насколько эти яйца являются полноценными половыми продуктами, дающими нормальное потомство.

В данной работе мной после икрометания было произведено искусственное оплодотворение, прослежены все стадии развития яйцеклетки вплоть до вылупления, а также поведение личинки в первые периоды жизни.

13 января 1935 г. была оплодотворена икра, взятая от самки в сухом виде (т. е. не побывавшая в воде), икра оплодотворена спермой самцов, потекших под влиянием инъекции пролана.

Нужно сказать, что уже в первых стадиях развития имелся очень большой отход (стадия гаструлы). Затем очень сильный отход был перед вылуплением. Личинки, находящиеся в оболочках, усиленно работали грудными плавничками, но выклюнуться не могли и погибали.

Также следует указать, что довольно значительное количество развивающихся эмбрионов были уродцами (редуцированные, искривленные хвосты, неправильная голова).

Было взято 10 проб и количество уродцев было равно 21%. Инкубационный период растянулся на 17 суток при температуре 12—14°, тогда как обыкновенно он длится 7—9 суток в зависимости от температуры.

Причина такого отхода осталась невыясненной. В дальнейшем необходимо исследовать внешние факторы, влияющие неблагоприятно на развитие (например количество Cl, содержащееся в водопроводной воде).

Вылупившиеся личинки прожили 18 дней и погибли за недостатком питания.

Второе оплодотворение икры было произведено в мартовской серии (23.III.1935) спермой тех же самцов, что и в январе. Икра развивалась нормально, отход составлял не больше 1—2%. Инкубационный период длился 8 суток. Мальки прожили 20 суток, погибли за недостатком питания.

Выводы

1. Пролан из мочи беременных, а также нестерилизованная моча беременной женщины, введенные под кожу (в мышцу спины), вызывают икрометание у окуней.

2. Пролан, введенный под кожу самцов окуней, вызывает ускорение сперматогенеза и истечение семени.

3. Икрометание и ускорение сперматогенеза у окуней можно вызвать в любое время осенне-зимнего периода.

4. Икра и сперма, полученные в результате гормонального воздействия, являются вполне полноценными половыми продуктами, дающими нормальное потомство.

Полученные данные говорят за то, что методикой стимулирования созревания половых продуктов на окунях можно было овладеть на-

столько, что икрометание вызывается в любое время осенне-зимнего периода по желанию экспериментатора.

Разработка такого рода методики на рыбах, имеющих большое промысловое значение, например на осетровых, позволила бы разрешить некоторые проблемы рыбоводства и прудового хозяйства.

Разрешение основного вопроса, как происходит действие гормона, непосредственно ли на гонады или же здесь активируются какие-либо промежуточные звенья, даст возможность разработать методику более широко и применить ее на всех видах промысловых рыб.

ЛИТЕРАТУРА

1. Ascheim und Zondek, Klinisch. Wschr., 1928.—2. Zondek B., Klin Wschr., 1, 245—248, 1930.—3. Idem, ibidem, 1, 393—396, 1930.—4. Idem, Ibidem, 1, 679—682, 1930.—5. Idem, Ibidem, 1, 1207—1209, 1930.—6. Lepine P., C. r. Soc. Biol., Paris, 107, 1931.—7. Anselmino und Hoffman, Klin. Wschr, № 52, 193 .—8. Korenchevsky, Biochemical J., 23, 1929.—9. Reiss und Winter., Endokr., B. III, № 3, 1929.—10. Magistris, Endokr., II, 176, 1932.—11. Wolf, Proc. Soc. exper. Biol. a Med., 26, 1929.—12. Houssay, C. r. Soc. Biol., Paris, 106, 1931.—13. Bellerby Ch., Bioch. J., 27, № 3, и 6, 1933.—14. Pighini Giacomo, Bioch. e Ter. Sper. 1933.—15. Чернозатонская, Биологический журнал, т I, в. 3—4, 1932.—16. Завадовский М., Проблемы животноводства, № 4, 1934.—17. Завадовский Б. и Фейермарк, Проблемы животноводства, № 6, 1934.—18. Кулаев, Русский зоологич. журнал, т. VII, в. 3, 1927.—19. Мейен, Русск. зоологич. журнал, т. VII, в. 4, 1927.—20. Филатов и Дуплаков, Бюллетень Среднеазиатского государственного университета, в. 14, 1926.—21. Вукотич, Материалы к познанию русского рыболовства, т. IV, в. 6, 1915.—22. Скадовский и Парфенова, Ученые записки МГУ, № 9, 1935.—23. Морозова Т., Ученые записки МГУ, № 9, 1935.—24. Zondek B., Zur Biologie und Chemie der Sexualhormone. Die Naturwissenchaften. H. S, 1933.—25. Perera J. et Cardoso M. C. r. Soc. Biol., Paris, 116, 1934.

DIE WIRKUNG DES PROLANS UND DES UNSTERILISIERTEN HARNS SCHWANGERER AUF DIE REIFUNG DER GESCHLECHTSPRODUKTE DES BARSCHES

T. E. Morosowa

Zusammenfassung

Die Versuchsergebnisse erlauben uns folgende Schlüsse zu ziehen:

1. Die subcutane Injektion unsterilisierten Harns Schwangerer und des Prolans aus solchem Harne ruft beim Weibchen des Barsches das Laichen hervor.

2. Die Injektion des Prolans unter die Haut der Männchen beschleunigt die Spermatogenese und die Ejakulation.

3. Die Beschleunigung der Spermatogenese und das Laichen können beim Barsche zu jeder beliebigen Zeitpunkt der Herbst-Winterperiode hervorgerufen werden.

4. Der Laich und das Sperma, die durch diese Hormonale Einwirkung erhalten werden, stellen vollwertige Geschlechtsprodukte dar und ergeben eine normale Nachkommenschaft.

Die Versuche zeigen, dass es möglich war, uns dieser Stimulierungsmethodik bis zu einem solchen Grade zu bemächtigen; dass wir im Stande waren, das Laichen zu jedem beliebigen Zeitpunkt der Herbst-Winterperiode willkürlich hervorzurufen.

Eine weitere Vervollkommnung dieser Methode und ihre Anwendung auf Fische, die eine grosse wirtschaftliche Bedeutung haben, z. B. auf Stoffe, würde dazu beitragen, einige Probleme der Fischzucht zu lösen.

Die Hauptfrage besteht darin, ob das Hormon unmittelbar auf die Gonaden wirkt, oder ob zuvor irgendwelche Zwischenelemente aktiviert werden. Die Lösung dieser Frage würde eine Vervollkommnung dieser Methode wesentlich fördern und uns erlauben, sie auf alle Arten nützlicher Fische auszudehnen.

ТОМ XV ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1936 г. ВЫП. 1

О ПОЯВЛЕНИИ И РАССЕЛЕНИИ НЕКОТОРЫХ РОДОВ СЕМЕЙСТВА ТРЕСКОВЫХ В СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ ТИХОГО ОКЕАНА

В. Шмит

Из Тихоокеанского научного института рыбного хозяйства

Эволюция тресковых—этой группы рыб, играющей исключительно большую роль в хозяйстве многих народов,—до настоящего времени остается туманной. Так, Киле и Эренбаум (Kyle und Ehrenbaum, 1926) говорят, что: „...невозможно сказать, откуда происходят Gadiformes и какие группы рыб стоят к ним ближе всего“ (стр. 23). Почти буквально повторяет эту мысль Макферлан (Macfarlane, 1923) в своей сводке 1923 г. Не менее темным является вопрос и о том, в каком бассейне протекало развитие этой весьма богатой формами группы. Однако мы совсем не пытаемся ставить столь сложные вопросы в данной статье. Нас интересует значительно более узкий вопрос об образовании тихоокеанской и атлантической групп семейств тресковых, причем мы даже еще более суживаем задачу и будем подробно рассматривать вопрос о времени появления в Тихом океане только четырех видов интересующего нас семейства (роды: Gadus, Theragra, Eleginus, Microgadus), характеризующихся развитием трех спинных и двух анальных плавников. Как мы увидим ниже, эти тихоокеанские роды и виды имеют своих близких родственников в Атлантическом бассейне, но здесь эти роды получают значительно большее развитие, чем в бассейне Тихого океана. Так, если в последнем мы находим только 5 родов тресковых, имеющих выше отмеченное развитие плавников, которые представлены всего 5 видами, то в Атлантике мы имеем уже 8 родов, к которым принадлежат 20 видов. Этот факт подкрепляется богатым развитием тресковых в ранне- и среднетретичное время в бассейне Атлантики. Мы находим в литературе указания на наличие остатков тресковых в третичное время не в одном каком-либо районе, а в самых разнообразных частях данного бассейна: в миоцене Северной Америки, в нижнем эоцене Англии, верхнем миоцене Кроатии, в олигоцене и миоцене Кавказа и т. д. (см. Богачев, Леднев, Kramberger—Gorjanovic, Woodward, Meek, Scheuring, Makfarlane, Frost и т. д.). Если просмотреть современную фауну тресковых Атлантики и особенно если прибавить известных третичных тресковых, то получаются ряды форм, приспособленных к различным условиям существования и дающих множество морфологических переходов. Современная фауна тресковых Тихого океана, нося характер близкой генетической связи с атлантическими видами, в то же время значительно беднее и не представляет собой такой цепи видов, как это имеет место в бассейне Атлантики. Здесь мы

находим как бы обрывки, отголоски того процесса, который шел где-то за пределами Тихого океана. Таким образом мы имеем, с одной стороны, факт широкого современного развития тресковых в водах северной части Атлантического океана и совпадающий с ним факт обильного развития третичной (ранне- и среднетретичной) фауны этого семейства рыб в данной области, а с другой стороны факт обрывочности и бедности современной фауны тресковых северной части Тихого океана. Не предрешая вопрос о месте происхождения и развития тресковых в более ранние периоды (ибо эта группа повидимому имеет корни своего отщепления от ствола костистых рыб в весьма древние эпохи), мы склонны притти к выводу, что основным бассейном, в котором развивались тресковые в третичное время, был не Тихий океан, а те моря, которые в это время были развиты в области, представляющей собой ныне бассейн северной Атлантики, включая сюда и водоем, называемый ныне Северным ледовитым морем. Приверженность всех тресковых к северному полушарию и к сравнительно низким температурам заставляет нас думать, что тресковые могут быть отнесены к аутохтонной фауне Северного ледовитого моря и уже позднее распространились отсюда на юг, заселив сначала сравнительно мелководные третичные моря, покрывавшие часть современных Европы и Америки и оставив своих потомков в Средиземном и Черном морях, а позднее в северную часть Атлантики, в которую к тому же их заставила выйти ледниковая эпоха. Оставляя в стороне весьма сложный вопрос о расселении тресковых в Атлантическом океане, требующий специального рассмотрения, мы перейдем к непосредственно интересующему нас вопросу о появлении тресковых в Тихом океане.

Вопрос о том, когда воды Тихого океана были заселены тресковыми и когда последние потеряли непосредственную связь с атлантическими представителями этого семейства, до сих пор не вполне ясен. Эта неясность зависит от совершенно недостаточной изученности геологического прошлого северной части Тихого океана и в первую очередь времени открытия Берингова пролива. Факт открытия Берингова пролива должен был несомненно сыграть крупнейшую зоогеографическую роль, прервав пути обмена наземными фаунами между азиатским и североамериканским континентами (см. Сушкин) и открыв пути для обмена элементами морских фаун между Полярным морем и северной частью Тихого океана (Берг, 1918).

Об этом возникновении сообщения между Тихим океаном и Арктическим бассейном Л. С. Берг, полемизируя с П. Ю. Шмидтом о причинах сходства фаун северных частей Атлантического и Тихого океанов, пишет следующее: „В течении плиоцена было время когда арктический бассейн (Ледовитое море) находился в сообщении с северным Атлантическим океаном и с Тихим. Этим обстоятельством объясняется сходство фаун названных частей океанов“ (см. цит. работу, стр. 1840). Это время соответствует повидимому первой бореальной трансгрессии, так как А. Н. Криштафович (стр. 254) пишет: „В области Берингова пролива морской плиоцен, вероятно соответствующий первой трансгрессии...“. „Далее следовала эпоха нового поднятия, сопровождающегося усилением ледниковых явлений на севере и развитием ледникового покрова Сибири, а затем новое опускание, в связи с которым стоит вероятно образование Берингова пролива, расчленение Новосибирских островов, отделение Сахалина и Японии...“ (стр. 254).

Таким образом мы имеем образование пролива между арктическим бассейном и Тихим океаном в плиоцене, затем поднятие; эта

связь нарушается, одновременно наступает оледенение. Далее в период второй трансгрессии окончательное открытие Берингова пролива и отделение Сахалина и Японии от материка.

Более раннее соединение обоих водоемов по Криштафовичу имело место лишь в меловой период (стр. 190).

Таковы те пути, по которым могло итти расселение тресковых в Тихий океан. Это расселение повидимому происходило неоднократно. Так мы должны думать, что отделение тихоокеанских, глубоководных тресковых (роды: Lepidion Swainson, Antimora Günter, Laemonema Günter, Phisiculus Kaup и т. п.) от тресковых Атлантики повидимому произошло в более ранний период. Эти роды требуют значительных глубин для своего расселения; далее все эти роды дали в Тихом и Атлантическом океанах хорошо отличимые виды. Вместе с тем надо полагать, что процесс видообразования у глубоководных форм должен итти медленнее, чем у рыб, населяющих континентальную ступень, вследствие сходства условий существования в глубинах океанов.

Другие же роды тресковых—обитатели континентальной ступени—Gadus, Theragra, Microgadus, Eleginus—вероятно проникли в Тихий океан через плиоценовое соединение, так как тихоокеанские представители этих родов имеют близкие роды, виды или даже более близкие формы в северной Атлантике.

Так, наряду с треской атлантической мы имеем треску тихоокеанскую. Различия между этими двумя формами не установлены с необходимой точностью. Описанная Тилезиусом (Tilesius, 1810) как отдельный вид Gadus nacrocephalus Til., она затем считается то отдельным видом (Jordan, Evermann и Clark, стр. 210, и многие другие американские авторы), то подвидом (Солдатов и Линдберг, стр. 514), то вариацией атлантической (П. Ю. Шмидт, стр. 408—409) или даже расой последней (И. И. Месяцев).

Разбирать здесь степень родства обеих форм трески не место—это вопрос специального исследования, которое и ведется Тихоокеанским институтом рыбного хозяйства. Однако не подлежит сомнению, что обе эти формы весьма близки.

Близкими видами являются также тихоокеанская Microgadus proximus Girarf и атлантическая M. tomcod Waldaum. Далее Eleginus nawaga Kölreuter и El. nawaga gracilis Til. Наконец род Theregra Lucas весьма близок к антлантическому Pollachius Nilsson.

Появление сайки Boreogadun saida Lepechin в Тихом океане надо отнести к постглациальному периоду (Берг, 1918, стр. 1841). Находка сайки А. Поповым в Охотском море повидимому является ошибкой определения. Вместе с сайкой в постглациальную эпоху проник в Берингово море и ряд других циркумполярных видов из других семейств. Распространение последних (см. А. Андрияшев) на юг ограничивается холодным констатным пятном, найденным экспедицией ТИРХ на траулере „Пластун“ в 1931 г. (см. Шмидт Т., 1). Это пятно холодных вод занимает обширную область, прилегающую с юго-запада к о. Лаврентия и глубоко вдающуюся в Анадырский залив. Весьма возможно, что сайка проникла на юг (в частности в Олюторский залив (см. Шмидт Т., 1), вместе с дрейфующими льдами, которые распространяются на юг вплоть до м. Лопатка.

Таким образом мы имеем в Тихом океане целую группу тресковых, которая геологически не так давно проникла в этот бассейн и оказалась изолированной от родственных атлантических видов новым замыканием Берингова пролива и дальнейшим оледенением.

Современное географическое распространение интересующих нас родов тресковых рисуется в следующем виде.

Северная граница распространения тихоокеанской трески лежит повидимому даже несколько севернее м. Чукотского. Здесь ареал распространения этой рыбы заходит в непосредственно арктические районы с постоянными отрицательными температурами, так как она обитает в заливе Креста, вышеупомянутом холодном пятне и т. д.

Особенно интересно, что по данным А. Андрияшева и В. Разумовского треска встречается зимой в замерзших бухтах Чукотской земли. На юг треска спускается по азиатскому побережью до Порт-Артура, а по американскому до Орегона (Берг, 1932—1933, стр. 746).

Microgadus proximus идет от Аляски на юг до Monterey (Jordan, Evermann и Clark, l. c.).

Навага, заходя на севере в Чукотское море, спускается на юг до Чемульпо и Цинампо (Западная Корея) и по американскому берегу до Пюджет Саунда (Берг, 1932—1933, стр. 743)[1].

Наконец род Theragra от Чукотской земли распространяется на юг до Кореи и до Пюджет Саунда, давая в последнем особый подвид—Theragra halcogramma fucensis (Jordan и Gilbert).

Таким образом все эти виды заходят далеко на юг, проникая в весьма тепловодные районы—Желтое и Японское моря, побережье Северной Америки к югу от Аляски вплоть до Орегона. Однако все они кроме M. proximus заходят в непосредственно арктические или прилегающие к ним районы Берингова и Охотского морей.

К сожалению мы не имеем пока расового анализа этих видов на всем гигантском ареале их распространения в водах северной части Тихого океана. Только в отношении минтая нам известно, что этот вид идет по американскому побережью до Ситки, а в Пюджет Саунде обитает другой вышеупомянутый подвид.

Однако мы имеем основания предположить, что как треска, так и навага и минтай неоднородны на всем ареале их распространения, а дают подобно атлантической треске ряд рас или более различающихся форм. Проводимые за последние два-три года Тихоокеанским институтом рыбного хозяйства исследования подтверждают это положение, но они еще далеко не закончены и поэтому говорить об их результатах еще рано.

Это на первый взгляд весьма парадоксальное распространение рассматриваемых видов находит свое объяснение в оледенении, наступившем вслед за вышеупомянутой плиоценовой трансгрессией.

Об этом оледенении Берг (Берг, 1920, стр. 285) пишет: „В результате северная фауна хлынула на юг, и в современных ледниковой эпохе отложениях умеренных стран мы видим целый ряд северных форм".

О влиянии оледенения на климат западного побережья Северной Америки Смит (Smith, 1912) говорит следующее: „Нижний плейстоцен (нижний Сан Педро) показывает, что все побережье от Аляски до Сан Диего было во власти холодного северного климата с южным продвижением изотерм по крайней мере на 1 000 миль; общее понижение температуры примерно на 12° распространялось на юг до Лос-Анджелос".

Очевидно в этот период сильного охлаждения северной части Тихого океана описываемые роды тресковых отошли на юг и засе-

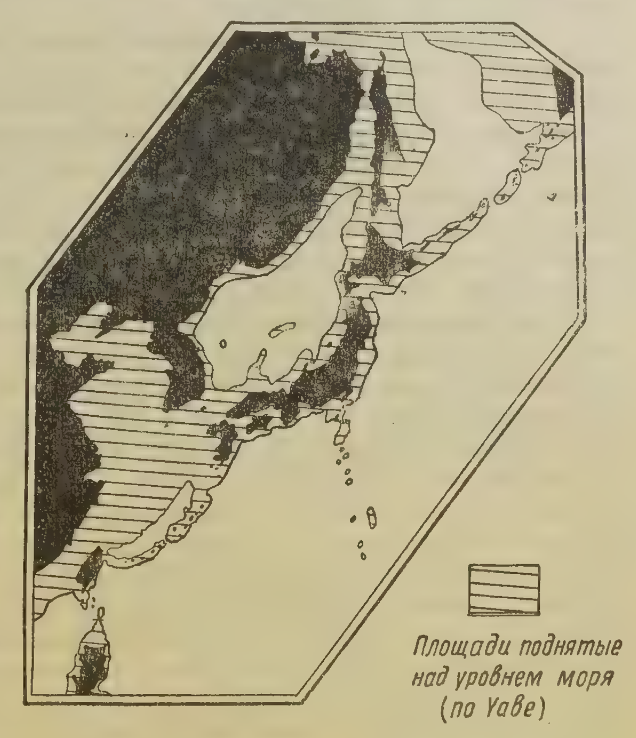
---

[1] Правда, Рендаль (Rendahl) описывает из Чукотского моря особую форму наваги — forma Voge.

лили те ныне тепловодные районы, о которых говорилось выше. Как видно из приведенной цитаты, охлаждение распространило свое влияние далеко на юг, перекрыв эти районы. Возможно, что в период оледенения описываемые роды спускались южнее современного ареала их обитания. Так, минтай вероятно спускался на юг, захватывая ареал Th. halsograma fucensis, который образовался повидимому лишь в постглациальный период, когда основная масса предкового вида с потеплением откочевала на север. Сильно изрезанная береговая линия западного побережья Северной Америки способствовала оседанию элементов предкового вида, из которых при дальнейшем потеплении и образовался новый подвид.

Как мы говорили выше, у нас пока нет данных о том, насколько треска и навага этих тепловодных районов отличаются от обитателей более северных районов, однако вероятно, что и здесь имеются различия, быть может более мелкого расового характера.

Более сложную картину представляет история нашей группы тресковых (треска, навага и минтай), спустившейся под влиянием оледенения на юг по азиатскому побережью. Общее поднятие материка, описанное Ябе (Yabe, 1929, см. также карту, взятую из его работы. По сравнению с оригиналом несколько изменена штриховка карты исключительно в целях большей наглядности), с одной стороны, способствовало проникновению на юг, а с другой — привело к временной изоляции отдельных стад.


Площади поднятые над уровнем моря (по Yabe)

Об этом поднятии Криштафович (стр. 292) говорит следующее: „Однако сейчас же по наступлении четвертичного периода или даже перед его началом вся страна испытала сильное поднятие, которое, подвергнув новому размыву площади пенепленов, в то же время наиболее резко изменило по сравнению с настоящим временем очертания береговой линии. Тот факт, что речные долины Формозы и Японии можно проследить до 700 м глубины, указывает, что все островные гирлянды Восточной Азии находились в связи с материком, от Малайского архипелага до Японии и Сахалина. Азиатская суша была прочно соединена с американской и имела на севере далекое продолжение в Арктический бассейн. Глубокие впадины Китайского, Японского и Охотского морей представляют внутренние бассейны или же являются результатом позднейших провалов“.

Об этом же высоком поднятии суши свидетельствует пояс гальки, найденный на горизонте около 700 м глубины экспедицией ТИРХ и ГГИ на шхуне „Россинант“ (1932) по советскому побережью Японского моря. Об этом поясе гальки сообщил К. М. Дерюгин во время своего доклада о названной экспедиции, указывая на этот пояс как на показатель погружения дна моря.

Этот период замкнутости Японского моря остался не бесследным для фауны, так как, исключив возможность миграции из данного водоема, заставил ее претерпеть все климатические изменения этого периода. Между тем „после ледниковой эпохи наступило время, предшествующее современному и отличавшееся климатом более теплым и сухим, чем нынешний“ (Берг, 1918, стр. 1841). Смит (l. c.) пишет: „Это улучшение климата распространялось вплоть до Номе, ибо там ископаемая фауна содержит Pecton svifti, который сейчас живет в 1 200 милях юго-западнее в японских водах, которые на 8° теплее, чем нынешняя температура Берингова моря“. Очевидно в этот период и образовались те формы трески, наваги и минтая, которые и в настоящее время населяют Японское море.

Такова же повидимому и история охотоморской формы трески, которая, так же как и япономорская, вероятно представляет собой отдельную расу (Полутов).

Когда наступила современная эпоха, более холодная, чем вышеописанная, возможно, что тресковые, претерпевшие предшествующий более теплый период, под влиянием этого охлаждения начали продвигаться на юг и зашли в Желтое море, где они встречаются, правда, повидимому редко. Остаточный характер желтоморских тресковых менее вероятен, так как в период поднятия суши (см. выше) Желтое море претерпело полное осушение, а от Восточно-китайского моря остался лишь небольшой бассейн, примыкающий к Формозе и островам Риу-Киу (см. карту Ябе).

В период поднятия суши произошло заселение треской и прибрежных вод островных цепей: Курильской, Алеутской и Командорских островов. Тогда Курильская степь превратилась в почти сплошной перешеек между о. Оеззо и Камчаткой (см. карту Ябе). Вероятно, что и пролив между Командорами и Камчаткой, а также Алеутские проливы стали более мелкими. При таких условиях треска могла заселить воды у этих островов и затем при опускании и образовании глубоких проливов у островов остались отдельные стада трески. Об этом говорит в первую очередь то, что командорское стадо повидимому является отдельной расой, что показывает биометрический анализ, а также наличие самостоятельного нерестилища трески у этих островов (В. Шмит, 1, 2). При современных условиях возможен односторонний перенос пелагических стадий развития морскими течениями с одного острова на другой, в то время как переход взрослых особей через весьма глубокие проливы, разделяющие острова, мало вероятен и во всяком случае носит единичный характер.

Охотское и Японское моря согласно вышеизложенному заселены в настоящее время теми стадами наших тресковых, которые зашли сюда при оледенении.

Более сложна история беринговоморских тресковых. Здесь, как упомянуто выше, возможны остаточные стада, которые не ушли под влиянием оледенения, а остались, дав начало современным холоднолюбивым расам.

Кроме этих остаточных элементов фауну тресковых Берингова моря слагают также пришлые в постглациальную эпоху элементы. Это вторичное заселение Берингова моря произошло отчасти с юго-запада, но главным образом с юго-востока, т. е. стадом, ушедшим в период оледенения вдоль североамериканского побережья. Расселению с этой стороны содействовала широкая континентальная ступень восточной части Берингова моря и направление морских течений, которые входят в него мощной теплой струей именно между восточными островами Алеутской гряды (В. Шмит, 1).

Интересно, что по данным Кобба (Cobb, 1927) на юго-востоке Берингова моря имеются нерестилища трески, отделенные от восточнокамчатских нерестилищ. Вероятно, что восточноберинговоморское стадо трески совершает ныне миграции вдоль свала на север к о. Матвея и Анадырскаму заливу, отражая этим пути расселения в Берингово море в постглациальную эпоху.

Что касается западной части Берингова моря, прилежащей к советским берегам, то заселение ее треской носит более сложный характер, ибо как раз здесь наибольшее развитие должны были получить остаточные формы. О наличии последних свидетельствует дифузность нереста, рассыпанного по всему побережью Камчатки от м. Лопатка до острова Карагимского (В. Шмит, 2).

Таковы исторические предпосылки расселения наших родов тресковых в Тихом океане и последующего разделения их на отдельные стада, давшие с течением времени географически, биологически и морфологически отдельные формы сообразно их истории и смене условий существования.

Совершенно ясно, что не только тресковые пережили такую сложную историю в водах Тихого океана, чем очевидно и объясняется то явление, что в водах Японского моря обитают такие виды рыб, которых в европейских водах считают с полным правом весьма холодноводными (к таковым например относится корюшка и некоторые другие рыбы). Однако мы поставили себе задачей разобрать только группу родов семейства тресковых, чтобы историческая перспектива помогла нам в проводимой работе по треске Берингова моря.

В заключение приношу благодарность Л. С. Бергу, К. М. Дерюгину и Г. У. Линдбергу за советы и указания литературы по затронутым вопросам, а также Л. А. Зенкевичу и П. Ю. Шмидту, взявшим на себя труд ознакомиться с рукописью. Должен отметить, что мои непосредственные товарищи по работе Андрияшев, Вернидуб и Таранец немало помогли мне в проработке поставленных вопросов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Андрияшев А. П., Материалы по ихтиофауне Берингова и Чукотского морей (по рукописи).—2. Берг Л. С., О причинах сходства фаун северных частей Атлантического и Тихого океанов, Изв. Академии наук СССР, 1918.—3. Idem, Рыбы пресных вод СССР, издание 3-е, 1932/33.—4. Idem, Биполярное распределение организмов и ледниковая эпоха, Изв. Академии наук СССР, 1920.—5. Idem, Об амфибореальном распространении морской фауны в северном полушарии, Изв. геогр. о-ва, т. 66, в. 1, 1934.—6. Богачев В. В., Материалы по изучению третичной ихтиофауны Кавказа, Труды АзНИИ, в. XV, 1933.—7. Cobbi, Pacific Cod Fisheries. Bureau of Fisheries, 1927.—8. Дерюгин К. М., Фауна Кольского залива и условия ее существования, Зап. Акад наук (8), XXXIV, № 1, 1915.—9. Frost G. Allan, Otolihs of Fiches from the Lower Tertiery Formations of southern England. V. Anacantini, Heterosomata, Ostariorhisi, The Annals and Magasin of Natural History, X ser., vol. 14, № 83, 1934.—10. Jordan and Evermann, The Fishes o North and Middle America, 1898.—11. Jordan, Evermann and Clark, Check list of the Fishes of North and Middle America. Rep. of the U. S. Com. of Fisheries, 1930.—12. Kramberger—Gorjanovic, Die jungtertiäre Fischfauna Croatiens. Beiträge zur Palaentol. Oesterreich-Ungarns, Bd. III.—13. Криштафович А. Н., Геологический обзор стран Дальнего Востока, 1932.—14. Kyle und Ehrenbaum, Pisces. Allgemeiner Teil in: Die Tierwelt der Nord und Ostsee. Lief., IV, 1926.—15. Macfarlane, The evolution and distribution of Fisces, 1923.—16. Meek A., The migrations of Fish., London, 1916.—17. Месяцев И. И., Об организации поисковых работ по треске в Дальневосточных морях (по рукописи).—18. Полутов И. А., Треска Охотского моря (по рукописи).—19. Попов А. М., К познанию ихтиофауны Охотского моря, Исследование морей СССР, т. 14.—20. Schmidt, Racial investigations the atlantic cod. Compt. rend. Carlsberg, 1930.—21. Зенкевич Л. А., Некоторые моменты зоогеографии северного полярного бассейна в связи с вопросом о его палеографическом прошлом, Зоологич. журн., т, 12, в. 4, 1934.—22. Smith J. R., Climatic relations of the Tertiary and Quaternary Faunas of the California. region. Proc. o. t. Calif. Acad. of Sciences., IV ser., vol. IX, № 4, 1912.—23. Солдатов и Линберг, Обзор рыб Дальневосточных морей, Изв. ТИРХ, 1930.—24. Сушкин П. П., Высокогорные области

земного шара в связи с вопросом о происхождении человека, Природа, № 3, 1928.— 25. Scheuring L., Die Wanderungen der Fische. Ergebnisse der Biologie, Bd. V, 1929, VI. 1930.—26. Шмидт П. Ю., Рыбы восточных морей, 1904.—27. Он же, Морские, промыслы острова Сахалина, 1905.—28. Tilesis, Mem. Acad Imper. Sc. Pbg., 11, p. 350, 1810.—29. Yabe H., The latest land sonnection of the Japanese Islands to the Asiatic conti nents. Proc. of the Imper. Acad. Tokyo Vol. 11, № 4, april 1929.—30. Шмит В. Ф., Научные результаты экспедиций ТИРХ в Беринговом море 1931—1932 гг. (в печати). 31. Он же, К вопросу о нерестилище трески в советских водах Берингова моря и морфологии личинок тихоокеанской трески, Вестник ДВФАНСССР, № 1-2—3, 1933.— 32. Woodward, Catalogue of Fossil Fishes., Part IV, 1901.

ÜBER DAS AUFRETEN UND DIE VERBREITUNG EINIGER STOCKFISCHGATTUNGEN IM NORDLICHEN TEIL DES STILLEN OZEANS

W. Schmit

Zusammenfassung

Obwohl das Problem über die Herkunft der Stockfische und Entstehung des Beckens, in dem sich deren Entwicklung vollzog, noch ungeklärt ist, darf auf Grund eines Vergleiches der Entwicklungshöhe der Stockfischfauna des Stillen und des Atlantischen Ozeans, desgleichen der paläontologischen Daten über das Vorkommen tertiärer Stockfische im Atlantischen Ozean, angenommen werden, dass sich im Tertiär Stockfischgattungen, die sich durch drei Dorsal- und zwei Analflossen auszeichnen, im nördlichen Polarbecken entwickelten und erst später in den Stillen Ozean vordrang. Das konnte offenbar erst im Pliozän stattfinden, da vor dieser Zeit der ganze Norden des Beringmeeres im Verlaufe des ganzen Tertiärs Festland war. Während der ersten Meerestransgression (im Pliozän) entstand eine breite Verbindüngsstrasse an der Stelle der jetzigen Beringstrasse, die den Stillen Ozean mit dem Nördlichen Eismeer verband. Durch diese Strasse gelangten die Stockfische in den Stillen Ozean, wo sie neue Gattungen (Theragra, mit der atlantischen Pollachius verwandt), neue Arten (Microgadūs proximus, mit M. tomcod verwandt) und neue Unterarten (Gadus callarias macrocephalus—eine Unterart der atlantischen Callarias, Eleginus navaga gracilis und Eleginus navaga) bildeten. Die Ausbreitung der Tiefseestockfische muss mit einer früher erfolgten Verbindung der Stillen Ozeans mit dem die vermutlich bereits in der Kreide statfand. Das Vordringen von Boregadus saida in den Stillen Ozean gehört der Postglazialzeit an, als die Beringstrasse sich nach der Pliopleistezänen Erhebung des Festlandes erneut öffnete.

Die Stockfische, die den Stillen Ozean im Pliozän erreicht hatten, waren hier den Folgen der Vereisung ünd der Landerhebung abgesetzt. Die Abkühlung des nördlichen Teiles des Stillen Ozeans zwang die erwähnten 4 Arten nach Süden abzuwandern und Warmwassergebiete zu besiedeln, wie das Gelbe und das Japanische Meer entlang der asiatischen Küste und die Alaskaküste bis zur Küste von Kalifornien. Andererseits führte die Erhebüng des Meeresbodens und die Meerestransgression im nördlichen Teile des Stillen Ozeans zu einer Absonderung des Japanischen und des Ochotskischen Meeres und zu einer zeitweiligen Isolation der dortigen Stockfische. Bei der allgemeinen Auswanderung der Fauna nach dem Süden unter der Wirkung der Vereisung scheinen Reste dieser Stockfischgattungen im Beringmeer verblieben zu sein, aus denen Später jene Kaltwasserformen der Stockfische und der „Mintaj" hervorgingen, die auch heute noch den nördlichen Teil des Beringmeeres bewohnen (die Heilige Kreuzbucht, die Kaltstelle des Anadyr Golfes, usw.), wo die Temperatur während des ganzen Jahres sehr niedrig ist. In der Postglazialzeit, die sich durch ein warmes Klima auszeichnete, erfolgte

eine erneute Besiedelung des Beringmeeres zum Teil vom Südwesten her, in der Hauptsache jedoch vom Südosten. Diese Neubesiedelung des Beringmeeres durch verschiedene Stockfischschwärmen und das Bestehen zweir Strassen der allgemeinen Faunenwanderung nach diesem Meer erklären die jetzige Differenzierung der Fauna in zwei Gruppen (die Ostgruppe und die Westgruppe), sowie das Vorhandensein zweier Laichgebiete der Stockfische (im Westen und an der Kamtschatka- und den Kommandeur-Inseln). Diesen beiden Faunenelementen schliesst sich vom Norden her (im Anadyr-Golf) ein drittes Element an, nämlich die postglazialen Einwanderer, denen unter den Stockfischen Boreogadus saida (Lepechin) angehört. Die Stockfischbevölkerung des Ochotskischen und des Japanischen Meeres gehört offenbar auch heute noch jenen Stockfischschwärmen an, die während der Vereisung eingewandert sind.

Ответственная редакция: **А. М. Быховская, М. Л. Левин и П. А. Косминский**

Сдан в производство 5/III 1936 г. Тех. редактор Е. Боллырева
Подписан к печати 15/IV 1936 г. Выпускающий М. В. Аксенфельд

Уполн. Главлита В—20695. Биомедгиз № 104. 12 п. л. 15,8 авт. л.

Емк. л. 60 000 Заказ № 192 Тираж 2 220

15 тип. ОГИЗ треста „Полиграфкнига“, М. Дмитровка, 18.

Адрес редакции: Москва, ул. Герцена, д. 6,
Зоологический музей. Тел. 1-57-21

По вопросам подписки и доставки обращаться по адресу: Москва, Орликов пер., 3,
Дом книги, БИОМЕДГИЗ

Цена 4 руб.